ISSN 0006-8136

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ 82

6

ИЮНЬ

Санкт-Петербург
„НАУКА"
1997

УДК 576.31 : 581.332 : 582.671.1

© Н. И. Габараева

АДАПТИВНОЕ ЗНАЧЕНИЕ ОСОБЕННОСТЕЙ УЛЬТРАСТРУКТУРЫ РАЗВИВАЮЩИХСЯ МИКРОСПОР *NYMPHAEA COLORATA (NYMPHAEACEAE)*

N. I. GABARAYEVA. THE ADAPTIVE SIGNIFICANCE OF THE ULTRASTRUCTURAL PECULIARITIES IN DEVELOPING MICROSPORES OF *NYMPHAEA COLORATA (NYMPHAEACEAE)*

Для того, чтобы выявить функцию необычных глубокочашевидных митохондрий, заполняющих цитоплазму развивающихся микроспор *Nymphaea colorata,* был применен модифицированный метод Гомори по определению активности кислой фосфатазы (КФ) — маркера лизосомального комплекса ферментов. Результаты показывают наличие специфичных отложений фосфата свинца на наружной мембране митохондрий, в «чашах» митохондрий, а также в диктиосомах и их пузырьках. Полученные данные свидетельствуют о функционировании митохондрий как мест локального гидролиза цитоплазмы и заставляют предположить, что массовый процесс гидролиза способствует повышению уровня дыхания и выделению тепла микроспорами. Обсуждается адаптивное значение этого процесса для вида, бутоны которого развиваются под водой.

Известно, что бутоны представителей рода *Nymphaea* развиваются под водой, в условиях относительного дефицита кислорода. При исследовании развития спородермы необычные глубокочашевидные, бокаловидные митохондрии были обнаружены в цитоплазме развивающихся микроспор *Nymphaea coerulea* (Габараева, 1990), *N. colorata* (Gabarayeva, Rowley, 1994) и *N. mexicana* (Gabarayeva, El-Ghazaly, 1997). Чашевидные митохондрии и пластиды характерны для многих видов клеток, находящихся на различных стадиях клеточной активности. Известно, что чашевидные пластиды вовлечены в процесс гидролиза (Newcomb, 1967; Nagl, 1977), а чашевидные митохондрии могут трансформироваться в автофагические вакуоли (Gärtner, Nagl, 1980; Audran, 1981). Однако глубокочашевидные митохондрии в нашем материале, по-видимому, исключительны, особенно в отношении константного расстояния между инвагинировавшей и неинвагинировавшей частями оболочки митохондрий, причем в этом зазоре находится электронно-плотный митохондриальный матрикс, и различение крист затруднено. Столь необычная форма, размер и объем в цитоплазме микроспор, занимаемый митохондриями, не может не привлечь особого внимания. Цитоплазма буквально забита бокаловидными гигантскими митохондриями, начиная с ранней тетрадной стадии до средней стадии свободных микроспор. Это специфичное поведение митохондрий и характер содержимого их инвагинаций заставляют предполагать, что митохондрии являются местами локализованного гидролиза цитоплазмы, а размах этого процесса наводит на мысль, что, таким образом, микроспоры видов рода *Nymphaea* получают и запасают дополнительную энергию, в которой они, по-видимому, нуждаются в процессе развития.

Для того чтобы подтвердить это предположение, мы провели цитохимическое исследование по выявлению активности кислой фосфатазы (КФ) модифицированным методом Гомори, позволяющим определить локализацию комплекса лизосомных ферментов в клетке. Мы хотели также выяснить, почему митохондрии микроспор видов рода *Nymphaea* приобретают такие форму и функцию (в отличие от митохондрий других архаичных представителей *Magnoliidae*, как например исследованные нами виды семейств *Magnoliaceae, Annonaceae* и *Illiciaceae* (Габараева, 1986, 1987, 1991; Gabarayeva, 1992a, b, 1994, 1995; Gabarayeva, Rowley, 1994). Вопреки некоторым сомнениям (Van Steveninck, 1979), была подтверждена ценность методов, выявляющих лизосомальные комплексы с помощью таких маркеров, как кислая фосфатаза (КФ) и АТФ-аза, включающих Pb-содержащие связывающие агенты (Hall et al., 1980; Belitser et al., 1982).

Материал и методы

Фрагменты тычинок *Nymphaea colorata* Peter для эксперимента были собраны в оранжереях Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН, С.-Петербург. Собственно эксперимент, 2 специфических контроля к нему и обычную химическую фиксацию (Karnovsky, 1965) проводили параллельно.

Для выявления активности кислых фосфатаз (КФ), являющихся маркером лизосомального комплекса и предположительно локализованных в данном материале на внешних мембранах митохондрий микроспор, применяли метод G. Gomori, модифицированный по P. Coulomb и J. Coulon (1971) и N. Poux (1974). Сущность реакции сводится к следующему: если в данном материале действительно находится КФ, то при действии КФ на субстрат среды Гомори (на β-глицерофосфат натрия) происходит отщепление от него аниона PO_4^{-3} с последующим объединением двух таких анионов с катионом Pb^{2+}, также находящимся в среде Гомори в результате распада содержащейся в ней соли $Pb(NO_3)_2$. Как следствие, в местах локализации кислых фосфатаз появятся электронно-плотные отложения фосфата свинца $Pb(PO_4)_2$, которые и будут служить маркером локализации КФ в клетке.

Материал префиксировали в 2.5%-м растворе глутарового альдегида на 0.1 М какодилатном буфере с pH 7.2 при t = 4 °C в течение 3, 5, 6 или 9 ч в разных вариантах опыта (фиксация в течение 9 ч оказалась оптимальной для выявления продуктов реакции), промывали несколько раз в 0.2 М трис-малеатном буфере с pH 6.8 при t = 4 °C, затем в 0.1 М цитратном буфере с pH 5.0 при t = 4 °C в течение 45 мин. Затем часть материала инкубировали в среде J. Ericsson и B. Trump (1965), содержащей субстрат (3%-й раствор β-глицерофосфата натрия), связывающий агент (0.12 % $Pb(NO_3)_2$) и 0.05 М ацетатный буфер. Инкубацию проводили в течение 3 ч при t = 4 °C, затем в течение 1 ч при t = 37 °C. Для проведения контроля-I другую часть материала из тех же бутонов инкубировали в той же среде, но без субстрата, а для проведения контроля-II — в среде, содержащей 0.01 М раствор NaF в качестве ингибитора КФ. Материал после опытной и контрольной обработок промывали в течение 1 мин в 0.1 М ацетатном буфере с pH 5.0, затем 1.5 мин в 1%-й уксусной кислоте и 30 мин — в 0.1 М какодилатном буфере с pH 7.2. После этого материал постфиксировали в 1%-м растворе OsO_4 на 0.1 М какодилатном буфере с pH 7.2 при t = 4 °C в течение ночи, после чего обезвоживали в серии этанолов повышающейся концентрации и заключали в смесь эпона и аралдита. Растворы глутарового альдегида, осмиевой кислоты, инкубационная среда и буферы содержали 2.5 % сахарозы. Тонкие срезы приготавливали с помощью алмазного ножа, и бóльшую их часть оставляли для анализа в электронном микроскопе неконтрастированными (чтобы отложения фосфата свинца в случае положительной реакции Гомори не затемнялись отложениями цитрата свинца после контрастирования). В отдельных случаях, когда срезы были отконтрастированы уранил-ацетатом и цитратом свинца, это указано в подписях к микрографиям. Срезы анализировали с помощью трансмиссионного электронного микроскопа (ТЭМ) Hitachi H-600.

Результаты исследования

На ранней тетрадной стадии в митохондриях начинается процесс инвагинации часто в нескольких местах митохондриальной поверхности одновременно. Поначалу этот процесс приводит к появлению одно- или мультичашевидных митохондрий, их кристы расширены. Затем, по мере углубления процесса, появляются глубокочашевидные митохондрии (табл. I, *1*), а затем их стенка становится такой тонкой и ровной, что правильнее называть их бокаловидными. Позднее, после высвобождения микроспор из тетрад, их цитоплазма буквально забита бокаловидными митохондриями (табл. I, *2*). Они характеризуются константным расстоянием между инвагинировавшей и неинвагинировавшей частями оболочки и темным матриксом с плохо различимыми кристами.

Строма пластид в течение тетрадного периода довольно электронно-плотная, пластиды содержат крахмальные зерна и не подвергаются процессу инвагинации.

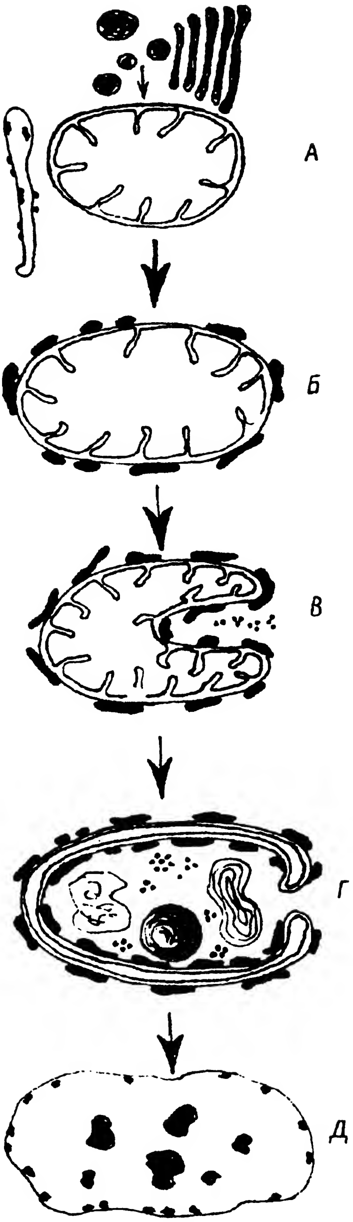
Результаты двух контрольных обработок были следующими. Обработка в среде Гомори, не содержащей субстрата (β-глицерофосфата натрия), микроспор на средней тетрадной стадии (табл. II, *1*) и на стадии молодых свободных микроспор (табл. II, *2*) не выявила никаких отложений фосфата свинца, как и должно было быть в этом варианте эксперимента (отсутствовал субстрат, на который могли бы подействовать гидролитические ферменты в местах их локализации). Второй вариант контроля, в котором в инкубационной среде содержался ингибитор реакции (NaF), а обработка велась в тетрадном и посттетрадном периодах, также показал либо отрицательную, либо слабоположительную реакцию (табл. II, *3*) в виде незначительных неспецифических фоновых отложений фосфата свинца, не имевших определенной локализации, что закономерно в этом варианте контроля.

В опыте, после префиксации различной продолжительности материала в глутаровом альдегиде и последующей инкубации в модифицированной среде Гомори при определенной длительности фиксации были получены положительные и специфические реакции. При префиксации в течение 3 ч с последующей инкубацией положительной реакции не наблюдалось. При префиксации в течение 6 ч с последующей инкубацией в среде Гомори микроспор на ранней тетрадной стадии отложения фосфата свинца появлялись в связи с диктиосомами и их пузырьками, а префиксация микроспор на разных тетрадных стадиях в течение 9 ч приводила к отложению фосфата свинца после инкубации в среде Гомори как в цистернах диктиосом и на везикулах Гольджи, так и на поверхности наружной мембраны инвагинированных и неинвагинированных частей митохондрий (табл. III, *1*), указывая, таким образом, на локализацию активности КФ. Продукт реакции виден также на поверхности плазмалеммы (табл. III, *1, 2*). На ранней стадии свободных микроспор продукт реакции продолжает обнаруживаться на диктиосомах и их производных везикулах (табл. III, *2*), на поверхности наружных мембран митохондрий (табл. IV, *1, 2*), внутри бокаловидных инвагинаций чашевидных митохондрий (табл. V, *1*) и внутри полностью инвагинировавших бокаловидных митохондрий (табл. V, *1*), причем часто наблюдаются контакты цистерн диктиосом с наружными мембранами митохондрий. Плазмалемма также является местом активности КФ (табл. IV, *1*). По-видимому, существует еще один сайт слабоположительной реакции на КФ, который можно идентифицировать, несмотря на слабый контраст мембран. Это — цистерны эндоплазматического ретикулума (ЭР), ассоциированные или с плазмалеммой (табл. V, *1*), или с поверхностью митохондрий, либо наблюдаемые независимо в цитоплазме (табл. IV, *1*). В цитоплазме микроспор никаких неспецифических отложений не наблюдалось. На более продвинутой свободноспоровой стадии массивный продукт реакции наблюдается уже в одномембранных вместилищах, представляющих собой, очевидно, автолитические вакуоли — цитосомы, появляющиеся, возможно, в результате трансформации чашевидных митохондрий (табл. VI).

На стадии средних тетрад цитоплазма тапетальных клеток содержит небольшие округлые недифференцированные митохондрии, активные диктиосомы (табл. V, *2*) и цистерны ЭР с дилатациями (табл. V, *4*). Реакция Гомори выявляет незначительную активность КФ на внешних мембранах митохондрий (табл. V, *3, 4*) и в везикулах Гольджи, оставляя ветвящийся ЭР с дилатациями не затронутым продуктом реакции (табл. V, *4*).

Обсуждение результатов

Картина бокаловидных гигантских митохондрий, заполняющих цитоплазму развивающихся микроспор *Nymphaea colorata,* настолько необычна, что, пожалуй, напоминает ситуацию с пластидами в молодых спорах *Isoëtes* (Pettitt, 1976), у которых имеется лишь единственная пропластида, подвергающаяся затем почкованию с образованием дочерних пластид. Наблюдается также сходство с митохондриальным ретикулумом, где все митохондрии связаны между собой, видимо, общей наружной мембраной (Гамалей, 1994). Предположение, что у микроспор *Nymphaea colorata* имеется одна гигантская ветвящаяся митохондрия со множеством инвагинаций или же сеть связанных между собой митохондрий, может быть проверено только путем 3-мерной реконструкции по серийным срезам целой микроспоры. Однако важнее выяснить, почему образуются инвагинации. Как оказалось, в результате исследований развития микроспор у более чем 10 видов из разных семейств так называемых примитивных покрытосеменных (Ranalean complex: *Austrobaileyaceae* — Zavada, 1984; *Magnoliaceae* — Габараева, 1986, 1987, 1991; *Monimiaceae* — Rowley, Flynn, 1990—1991; Zhang, Chen, 1992; *Lauraceae* — Rowley, Vasanthy, 1993; Dinis, Mesquita, 1994; *Annonaceae* — Waha, 1987; Gabarayeva, 1992a, b, 1993, 1995; *Illiciaceae* — Gabarayeva, 1994; Takahashi, 1994), необычного поведения митохондрий у них не наблюдалось, за исключением микроспор видов сем. *Nymphaeaceae* (Габараева, 1990; Gabarayeva, Rowley, 1994; Gabarayeva, El-Ghazaly, 1997). В поисках причин такого отличия одно обстоятельство кажется особенно важным: цветочные почки представителей сем. *Nymphaeaceae* развиваются под водой, в условиях относительного дефицита кислорода и света. Из-за частично анаэробных условий, которые характерны для вторичноводных растений, уровень дыхания в микроспорах снижен, но для биосинтеза макромолекул гликокаликса плазмалеммы, спорополленина, различных ферментов, для переноса веществ через мембраны необходима энергия. Для того чтобы добыть дополнительную энергию, осуществляется интенсификация дыхания, возможно, путем увеличения количества дыхательного субстрата, либо путем замены одного типа субстрата на другой, более энергоемкий. Источником дополнительного количества субстрата является, вероятно, процесс локализованного лизиса части цитоплазмы и ее компонентов, захваченных бокаловидными митохондриями. Замена обычного дыхательного субстрата (глюкозы) на более энергоемкие жирные кислоты, нуклеокислоты и аминокислоты, возникающие в результате деструкции органелл с их мембранами, рибосом и липидных глобул, захваченных бокаловидными митохондриями вместе с участками цитоплазмы, является, по всей вероятности, энергетически выгодной. Известно, что чашевидная форма митохондрий означает усиление их активности (увеличение поверхности по отношению к объему). Глубокочашевидная и бокаловидная форма митохондрий у *Nymphaea* приводит к сжатию митохондриального матрикса. В результате сайты ферментных систем, сосредоточенные в митохондриальном матриксе, на внутренней митохондриальной мембране (Либберт, 1976), и локализованные на наружной митохондриальной мембране (Кретович, 1986), ведущие к появлению макроэргических связей, с одной стороны, и место сосредо точения продуктов гидролиза, служащих «топливом» для процесса возникновения макроэргов, с другой стороны, оказываются пространственно сконцентрированными. Трудно дать исчерпывающий ответ, почему пространственная концентрация этих процессов столь важна; наиболее очевидными последствиями являются интенсификация запасания энергии химических связей и высвобождение тепловой энергии. Известно, что повышение уровня дыхания приводит к увеличению высвобождения тепла. Этот общий принцип находится в соответствии с известным фактом иррадиации тепла цветками и бутонами *Nymphaea* (температура цветков выше, чем температура окружающего воздуха — Снигиревская, 1980). Вероятно, определенная температура внутри бутона необходима для нормального развития репродуктивных клеток, что хорошо согласуется с необходимостью повышения уровня дыхания.



Локализация кислой фосфатазы (КФ) в органеллах микроспор *Nymphaea colorata* на разных стадиях развития в процессе превращения митохондрий в автофагические вакуоли (по результатам реакции Гомори).

Продукт реакции обозначен черным цветом. *А—В* — тетрадный период: *А* — КФ локализована лишь внутри пузырьков и цистерн Гольджи, в митохондриях и цистернах ЭР нет продуктов реакции; *Б* — КФ локализована на поверхности наружной мембраны митохондрий (видимо, в результате причленения несущих КФ пузырьков к наружной мембране митохондрий); *В* — КФ в процессе инвагинации митохондрий и превращения их в чашевидные оказывается внутри «чаши», на выстилающей ее мембране. *Г—Д* — свободноспоровый период: *Г* — в результате далеко зашедшего процесса инвагинации чашевидные митохондрии превращаются в бокаловидные, стенка которых состоит уже из 4 мембран, а КФ находится как на наружной, так и на внутренней мембране «бокалов», т. е. образуются своеобразные цитосегресомы, в полости которых видны участки цитоплазмы, содержащие полуразрушенные остатки органелл, липидные глобулы, рибосомы; *Д* — начало стадии вакуолизации микроспор, КФ теперь локализована внутри автофагических вакуолей — одномембранных цитосом (которые, по-видимому, возникли из цитосегресом митохондриального происхождения).

Как видно из результатов исследования, продукт реакции Гомори наблюдается на разных стадиях развития микроспор, вплоть до ранней свободноспоровой стадии (см. рисунок). Он локализован специфично и обнаруживается сначала на диктиосомах и их секреторных пузырьках, затем на наружных мембранах митохондрий и соответственно их инвагинаций, на стенках «чаш». Ценность цитохимических результатов подтверждается анализом контрольных образцов, где как отсутствие субстрата реакции, так и присутствие ингибитора реакции ведет к отсутствию или слабому фоновому неспецифичному отложению продукта реакции. Позднее, на более подвинутой посттетрадной стадии, значительные отложения фосфата свинца наблюдаются внутри вакуолей. Эта локализация активности КФ свидетельствует о следующем: 1) предположение о том, что митохондрии являются местами локального гидролиза цитоплазмы и ее компонентов, было верным; 2) представляя собой сначала разновидность цитосегресом с 4-мембранной оболочкой, бокаловидные митохондрии превращаются позднее в автофагические вакуоли с 1-мембранной оболочкой. Однако формирование бокаловидных митохондрий в цитоплазме тетрадных микроспор, очевидно, не является просто путем их превращения в вакуоли; их образование, скорее, связано с необходимостью интенсификации дыхания и высвобождения тепла.

Кроме того, активность КФ была обнаружена на поверхности плазмалеммы микроспор и тапетума в тетрадном периоде; на поверхности экзины и в ее полостях в посттетрадный период, а также в интине. Это хорошо согласуется с функцией плазмалеммы как места активного переноса ионов и с оценкой экзины и интины как мест сосредоточения различных ферментов, в том числе гидролаз (Цингер, Петровская-Баранова, 1961; Genevès, 1970; Knox, Heslop-Harrison, 1971; Roland, Vian, 1971; Rowley, 1971; Rowley et al., 1973; Hall et al., 1980; Suarez-Cervera et al., 1992; Gabarayeva, Rowley, 1994). Незначительная активность КФ была обнаружена также на поверхности ортодоксальных митохондрий тапетальных клеток исследованного вида. Следует подчеркнуть, что митохондриальные мембраны всегда являются местами ограниченного гидролиза, но, как видно из полученных результатов, активность КФ на бокаловидных митохондриях микроспор гораздо более значительна, чем на поверхности типичных митохондрий тапетальных клеток.

Интерпретация появления атипичных бокаловидных митохондрий как адаптивной черты к частично анаэробным условиям развития бутонов *Nymphaea colorata* будет правильной лишь в том случае, если такие митохондрии не встречаются в микроспорах видов, где условия их развития более аэробны. Данные по наземным представителям *Magnoliidae* (см. выше), а также литературные данные по широкому спектру видов не свидетельствуют о наличии столь экстраординарного типа бокаловидных митохондрий, как у видов *Nymphaea*. Единственным исключением является, возможно, *Cucumis sativus* (Abreu et al., 1982), где в микроспорах наблюдались гигантские митохондрии с различными цитоплазматическими анклавами. Однако митохондрии, характерные для микроспор *Cucumis sativus,* гораздо более схожи с одно- и мультичашевидными митохондриями молодых тетрадных микроспор *Nymphaea colorata* в начале их развития, чем с бокаловидными митохондриями более подвинутых стадий. Кроме того, по данным А. Е. Васильева, включенным в обзор Е. А. Мирославовым (1972), чашевидные митохондрии и пластиды характерны также для стареющих клеток нектарника *Cucumis sativus* и, вероятно, являются характерной чертой этого вида.

Весьма интересен вопрос, где же синтезируются гидролитические ферменты, обнаруживаемые на мембранах митохондрий *Nymphaea colorata*, и каким путем они туда попадают. Общепризнанным местом их синтеза является ЭР. Любопытно, что в нашем эксперименте хорошо выраженной активности КФ, связанной с ЭР, не наблюдалось, тогда как диктиосомы, их пузырьки различных размеров и выросты их продырявленных пластинок, постоянно показывали яркую реакцию на КФ. Из ряда классических работ по происхождению и функции фитолизосом известно, что обычный путь их формирования следующий: ЭР→диктиосомы→пузырьки Гольджи→лизосомы→автофагические вакуоли (Coulomb, Coulon, 1972; Coulomb, Coulomb, 1982). Почему наблюдаемые нами результаты показывают преимущественную локализацию гидролаз в аппарате Гольджи, а не в ЭР? Ответ, возможно, очень прост: было показано, что белки, секретируемые ЭР, аккумулируются в аппарате Гольджи (Kelly, 1985). В результате концентрация ферментов внутри диктиосом и их производных может быть гораздо выше, чем в цистернах ЭР. Активность КФ, связанная с аппаратом Гольджи, была показана у развивающейся пыльцы *Tradescantia* (Maruyama, 1974) и у пыльцевой трубки *Prunus avium* (Lin et al., 1977). Во всяком случае у *Nymphaea colorata* вблизи и вплотную к поверхности бокаловидных митохондрий наблюдалось множество активно секретирующих диктиосом и их пузырьков, причем все они явно помечены продуктом реакции Гомори. Мембраны Гольджи обычно рассматриваются как экзомембраны, не гомологичные наружным мембранам митохондрий. В то же время цистерны ЭР с их эндомембранами, гомологичными наружным митохондриальным, наблюдались в нашем материале довольно редко, и активность КФ на них была весьма слабой. Исходная точка зрения на непрерывность эндомембранной сети (Porter, 1961; Buvat, 1961) время от времени получает подтверждения (Marty,1978; Гамалей, Пахомова, 1981; Fisher, Evert, 1982; McLean et al., 1988; Vance 1990a,b; Hortensteiner et al., 1992; некоторые наши неопубликованные данные). В соответствии с этим было высказано положение о том, что бóльшая часть эндоклеточных мембран (мембраны ЭР, Гольджи, вакуоли, наружные мембраны пластид и митохондрий) гомологичны и филогенетически берут свое происхождение от экзомембраны — плазмалеммы (Гамалей, 1994). Если так, то любые контакты между мембранами различных органелл, обмен продуктами синтеза и транспорта между ними представляются весьма вероятными. В свете этих представлений одновременная локализация активности КФ в аппарате Гольджи, на наружных мембранах митохондрий и на поверхности плазмалеммы получает естественное обоснование.

Выводы

1. В развивающихся микроспорах *Nymphaea colorata* с помощью модифицированного метода Гомори обнаружено 3 основных места локализации активности кислой фосфатазы, свидетельствующие о наличии там комплекса гидролитических ферментов: 1) необычные гигантские, глубоко инвагинировавшие бокаловидные митохондрии; 2) диктиосомы и их дериваты; 3) плазмалемма. Последние 2 места локализации ферментов хорошо известны; первое явилось предметом данного исследования.

2. Активность кислой фосфатазы выявлялась на наружных мембранах митохондрий и соответственно на инвагинировавших частях их поверхности, внутри «бокалов», этим подтверждается первоначальное предположение о том, что эти митохондрии являются вторичными лизосомами.

3. Причина появления такого рода митохондрий заключается, вероятно, в потребности развивающихся микроспор в адаптивном повышении уровня дыхания, необходимого в условиях частичного дефицита кислорода, если учесть, что бутоны *Nymphaea colorata* развиваются под водой. Дополнительные количества дыхательного субстрата, возникающие в инвагинациях бокаловидных митохондрий в процессе локального гидролиза цитоплазмы, и замена одного дыхательного субстрата на другие, более энергоемкие, очевидно, способствуют выработке дополнительных количеств энергии.

4. Явление иррадиации тепла цветками и бутонами *Nymphaea colorata* находит объяснение в высвобождении термической энергии, связанном с процессом гидролиза.

5. Митохондрии являются высокодинамичными органеллами, которые способны выполнять несколько специализированных функций. В случае бокаловидных митохондрий микроспор *Nymphaea colorata* можно визуально наблюдать связь между формой и функцией этих органелл. Их специфическая форма предназначена для автолиза захваченной цитоплазмы и увеличения митохондриальной поверхности. Пространственная близость образующегося дыхательного субстрата и сайтов респирации митохондрий, вероятно, способствует повышению уровня дыхания.

Автор благодарит Л. Е. Муравник за предоставленные реактивы для проведения реакции Гомори, а также А. Е. Васильева, Ю. В. Гамалея, Н. С. Мамушину, Е. М. Бармичеву, Л. Е. Муравник и J. Rowley за плодотворные обсуждения.

Работа поддержана Российским фондом фундаментальных исследований (грант № 96-04-50732).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Габараева Н. И. Развитие экзины у *Michelia fuscata (Magnoliaceae)* в связи с изменениями цитоплазматических органелл микроспор и тапетума // Бот. журн. 1986. Т. 71. № 3. С. 311—322.

Габараева Н. И. Ультраструктура и развитие спородермы *Manglietia tenuipes (Magnoliaceae)* в течение тетрадного периода: построение примэкзины в связи с деятельностью цитоплазматических органелл // Бот. журн. 1987. Т. 72. № 3. С. 281—290.

Габараева Н. И. Ультраструктурное исследование основных стадий развития оболочки микроспор и цитоплазматических органелл у *Nymphaea coerulea* // Тез. докл. на IV Респ. конф. «Электронная микроскопия и современная технология». Кишинев, 1990. С. 48—49.

Габараева Н. И. Ультраструктура и развитие экзины и орбикул у *Magnolia delavayi (Magnoliaceae)* в тетрадном и начале посттетрадного периодах // Бот. журн. 1991. Т. 76. № 1. С. 10—19.

Гамалей Ю. В. Эндоплазматическая сеть растений. Происхождение, структура и функции. СПб., 1994. 81 с.

Гамалей Ю. В., Пахомова М. В. Структура клеток-спутников флоэмы листа: результаты объемной реконструкции клеток по серийным срезам // Цитология. 1981. Т. 23. С. 117—129.

Кретович В. Л. Биохимия растений. М., 1986. 503 с.

Либберт Э. Физиология растений. М., 1976. 580 с.

Мирославов Е. А. Пластиды // Атлас ультраструктуры растительных клеток. Петрозаводск, 1972. С. 38—82.

Снигиревская Н. С. Порядок нимфейные *(Nymphaeales)* // Жизнь растений. М., 1980. С. 182—190.

Цингер Н. В., Петровская-Баранова Т. П. Оболочка пыльцевого зерна — живая, физиологически активная структура // ДАН СССР. 1961. Т. 138. № 2. С. 466—469.

Abreu I., Santos A., Salema R. Atypical mitochondria during microsporogenesis in *Cucumis sativus* L. // J. Submicrosc. Cytol. 1982. Vol. 14. N 2. P. 369—375.

Audran J. Pollen and tapetum development in *Ceratozamia mexicana (Cycadaceae)*: sporal origin of the exinic sporopollenin in cycads // Rev. Palaeobot. Palynol. 1981. Vol. 33. N 2—4. P. 315—346.

Belitser N. V., Zaalishvili G. V., Sytnianskaya N. P. Ca^{2+}-binding sites and Ca^{2+}-ATPase activity in barley root tip cells // Protoplasma. 1982. Vol. 111. N 1. P. 63—78.

Buvat R. Le réticulum endoplasmique des cellules végétales // Bot. Gaz. 1961. Vol. 74. P. 261—265.

Coulomb P., Coulon J. Fonctions de l'appareil de Golgi dans les méristème radiculaires de la courge (*Cucurbita pepo* L.) // J. Microscopie. 1971. Vol. 10. N 2. P. 203—214.

Coulomb P., Coulon J. Origine et fonctions des phytolysosomes dans le méristème radiculaire de la courge (*Cucurbita pepo* L., Cucurbitacea). I. Origine des phytolysosomes. Relations réticulum endoplasmique—dictyosomes—phytolysosomes // J. Microscopie. 1972. Vol. 13. N 2. P. 263—280.

Coulomb Ph., Coulomb C. Implication de'appareil vacuolaire dans les phénomènes d'autophagie et d'hétérophagie: le phytolysosome // Bull. Soc. bot. Fr., Actual. bot. 1982. Vol. 129. N 3. P. 19—27.

Dinis A. M., Mesquita J. F. Ultrastructural and cytochemical evidence for the presence of peroxisomes in the generative cell of *Magnolia* × *soulangeana* pollen grain // Ann. Bot. 1994. Vol. 73. P. 83—90.

Ericsson J. L. E., Trump B. F. Observations on the application to electron microscopy of the lead phosphate technique for the demonstration of acid phosphatase // Histochemie. 1965. Vol. 4. P. 470—487.

Fisher D. G., Evert R. F. Studies on the leaf of *Amaranthus retroflexus (Amaranthaceae)*: ultrastructure, plasmodesmatal frequency, and solute concentration in relation to phloem loading // Planta. 1982. Vol. 155. P. 377—387.

Gabarayeva N. I. Sporoderm development in *Asimina triloba (Annonaceae)*. I. The developmental events before callose dissolution // Grana. 1992a. Vol. 31. P. 213—222.

Gabarayeva N. I. Sporoderm development in *Liriodendron chinense* with special references to organelle participation // Abstract of the 8th Int. Palynol. Congr. Aix-en-Provence. 1992b. P. 50.

Gabarayeva N. I. Sporoderm development in *Asimina triloba (Annonaceae)*. II. The developmental events after callose disslolution // Grana. 1993. Vol. 32. P. 210—220.

Gabarayeva N. I. Pollen development: why ontogenetic approach is important // Abstract 13th Int. Congr. «Frontiers in sexual plant reproduction Research». Vienna, 1994. P. 51.

Gabarayeva N. I. Pollen wall and tapetum development in *Anaxagorea brevipes (Annonaceae)*: sporoderm substructure, cytoskeleton, sporopollenin precursor particles, and the endexine problem // Rev. Palaeobot. Palynol. 1995. Vol. 85. P. 123—152.

Gabarayeva N. I., El-Ghazaly G. Sporoderm development in *Nymphaea mexicana (Nymphaeaceae)* // Pl. Syst. Evol. 1997. Vol. 204. P. 1—19.

Gabarayeva N. I., Rowley J. R. Exine development in *Nymphaea colorata (Nymphaeaceae)* // Nord. J. Bot. 1994. Vol. 14. N 6. P. 671—691.

Gärtner P.-J., Nagl W. Acid phosphatase activity in plastids (plastolysomes) of senescing embryo-suspensor cells // Planta. 1980. Vol. 149. P. 341—349.

Genevès L. Distribution infrastructurale d'activités adénosine triphosphatasique dans les cellules en interphase et en division du tissu sporifère d'*Hypnum rusciforme*, vers la fin de la phase prolifération // C. R. Acad. Sci. Paris. 1970. Vol. 271. P. 392—395.

Hall J. L., Browning A. J., Harvey D. M. R. The validity of the lead precipitation technique for the localization of ATPase activity in plant cells // Protoplasma. 1980. Vol. 104. P. 193—200.

Hortensteiner S., Martinoia E., Amrhein N. Reappearance of hydrolytic activities and tonoplast proteins in the regenerated vacuole of evacuolated protoplasts // Planta. 1992. Vol. 187. P. 113—121.

Karnovsky M. J. A formaldehyde-glutaraldehyde fixative of high osmolarity for use in electron microscopy // J. Cell Biol. 1965. Vol. 27. P. 137A.

Kelly R. B. Pathway of protein secretion in eukaryotes // Science. 1985. Vol. 230. P. 25—32.

Knox R. B., Heslop-Harrison J. Pollen-wall proteins: electron-microscopic localization of acid phosphatase in the intine of *Crocus vernus* // J. Cell Sci. 1971. Vol. 8. P. 727—733.

Lin J., Uwate W. J., Stallman V. Ultrastructural localization of acid phosphatase in the pollen tube of *Prunus avium* L. (sweet cherry) // Planta. 1977. Vol. 135. P. 183—190.

Marty F. Cytochemical studies on GERL, provacuoles and vacuoles in root meristematic cells of *Euphorbia* // Proc. Natl Acad. Sci. USA. 1978. Vol. 75. P. 825—856.

Maruyama K. Localization of polysaccharides and phosphatases in the Golgi apparatus of *Tradescantia* pollen // Cytologia. 1974. Vol. 39. P. 767—776.

McLean B., Whatley J. M., Juniper B. E. Continuity of chloroplast and endoplasmic reticulum membranes in *Chara* and *Equisetum* // New Phytol. 1988. Vol. 109. P. 59—65.

Nagl W. «Plastolysomes» — plastids involved in the autolysis of the embryo-suspensor in *Phaseolus* // Z. Pflanzenphysiol. 1977. Vol. 85. P. 45—51.

Newcomb E. H. Fine structure of protein-storing plastids in bean root tips // J. Cell Biol. 1967. Vol. 33. N 1. Pt. 1. P. 143—164.

Pettitt J. M. Developmental mechanism in heterospory. III. The plastid cycle during megasporogenesis in *Isoëtes* // J. Cell Sci. 1976. Vol. 20. P. 671—685.

Porter K. R. The endoplasmic reticulum: some current interpretation of its form and function // Biological structure and functions. New York, 1961. Vol. 1. P. 127—190.

Poux N. Localization des activités phosphatasiques acides et peroxidasiques au niveau des ultrastructures végétales // J. Microscopie. 1974. Vol. 21. P. 265—274.

Roland J. C., Vian B. Réactivité du plasmalemme végétal. Etude cytochimique // Protoplasma. 1971. Vol. 73. P. 121—137.

Rowley J. R. Implications on the nature of sporopollenin based upon pollen development // Sporopollenin. London, 1971. P. 174—218.

Rowley J. R., Dahl A. O., Skvarla J. J. Localization of ATPase activity in pollen grains // Norw. J. Bot. 1973. Vol. 20. P. 31—50.

Rowley J. R., Flynn J. J. Tambourissa (Monimiaceae). Microspore development in the tetrad period // Ann. Sci. Nat. Bot. Paris. 13^{e} ser. 1990—1991. Vol. 11. P. 125—147.

Rowley J. R., Vasanthy G. Exine development, structure, and resistance in pollen of *Cinnamomum (Lauraceae)* // Grana. 1993. Suppl. 2. P. 49—53.

Suarez-Cervera M., Seoane-Camba J., Lobreau-Callen D. Pollen morphology and pollen-wall proteins (localization and enzymatic activity) in *Sesamothamnus lugardii (Pedaliaceae)* // Pl. Syst. Evol. 1992. Vol. 183. P. 67—81.

Takahashi M. Exine development in *Illicium religiosum* Sieb. et Zucc. (*Illiciaceae*) // Grana. 1994. Vol. 33. P. 309—312.

Van Steveninck R. F. M. The verification of cytochemical tests for ATPase activity in plant cells using X-ray microanalysis // Protoplasma. 1979. Vol. 99. P. 211—220.

Vance J. E. Phospholipid synthesis in a membrane fraction associated with mitochondria // J. Biol. Chem. 1990a. Vol. 265. P. 7248—7256.

Vance J. E. Newly made phosphatidylserine and phosphatidylethanolamine are preferentially translocated between rat liver mitochondria and endoplasmic reticulum // J. Biol. Chem. 1990b. Vol. 266. P. 89—97.

Waha M. Sporoderm development of pollen tetrads in *Asimina triloba (Annonaceae)* // Pollen Spores. 1987. Vol. 29. P. 31—44.

Zavada M. Pollen wall development of *Austrobaileya maculata* // Bot. Gaz. 1984. Vol. 145. P. 11—21.

Zhang J., Chen Z. Development of the pollen wall in *Magnolia denudata* and its systematic implication // Cathaya. 1992. Vol. 4. P. 91—102.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 14 X 1996

SUMMARY

Unusual, deeply invaginated goblet-like mitochondria were discovered in the cytoplasm of the developing microspores of *Nymphaea coerulea* (Gabarayeva, 1990) and of *N. colorata* (Gabarayeva, Rowley, 1994) — unlike mitochondria of other archaic representatives of the *Magnoliidae*. The microspore cytoplasm was abundant in such mitochondria, and it was reasonable to try to clarify their function. Modified Gomori reaction on acid phosphatase (AP) activity was applied to developing microspores of *N. colorata*. The results show specific precipitations on outer mitochondrial membranes, in the «goblets» of mitochondria, in dictyosomes and their vesicles, and on the plasma membrane. The data obtained suggest a function of the goblet-like mitochondria as sites of localized hydrolysis and of increased respiration rate and heat delivery, necessary for the microspore development in this species. The cause of such mitochondrial modification is probably an adaptation to partly oxigen deficiency in flower-buds developing under water.

ТОМ 82 БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ 1997, № 6

УДК 581.8 : 581.143.28

© Н. К. Котеева

ИЗМЕНЕНИЕ УЛЬТРАСТРУКТУРЫ КЛЕТОК АПИКАЛЬНОЙ МЕРИСТЕМЫ ПОБЕГА *PINUS SYLVESTRIS* (*PINACEAE*) В ГОДИЧНОМ ЦИКЛЕ

N. K. KOTEYEVA. ULTRASTRUCTURAL CHANGES IN SHOOT APICAL MERISTEM CELLS OF *PINUS SYLVESTRIS* (*PINACEAE*) IN ANNUAL CYCLE

Исследована ультраструктура клеток апикальной меристемы побега *Pinus sylvestris* в годичном цикле с проведением морфометрической обработки материала. В летний период на стадии роста вегетативного побега и формирования почки качественная и количественная характеристики структуры меристематических клеток постоянны. Ранней осенью при подготовке растения к неблагоприятным условиям зимнего периода в клетках апикальной меристемы утолщается клеточная оболочка, накапливаются запасные вещества (липиды в цитоплазме, крахмал в пластидах, полисахариды в клеточной оболочке), уменьшаются число и размеры ядрышек, увеличиваются размеры пластид и редуцируется их мембранная система, увеличивается число митохондрий за счет их делений. В декабре гранулярный эндоплазматический ретикулум (ГЭР) концентрируется в виде стопок параллельно расположенных цистерн; число диктиосом и протяженность мембран тилакоидов минимальны. Начиная с января меристематические клетки характеризуются активизацией ГЭР (разборка стопок цистерн), увеличением числа и размеров ядрышек, резким возрастанием длины мембран тилакоидов, уменьшением содержания запасных веществ. На протяжении всего периода покоя в клетках апикальной меристемы наблюдаются картины деления и слияния пластид; число пластид изменяется незначительно. В мае ультраструктура клеток отличается от летней только наличием крахмала в пластидах.

Годичный ростовой цикл хвойных северной умеренной зоны включает в себя 3 фазы: 1) весенний рост и развитие сформированного в предыдущем году побега; 2) формирование почки — зачаточного побега новой генерации; 3) период покоя (Cecich et al., 1972). Период покоя обычно подразделяют на стадии органического, или предпокоя (при котором почка имеет способность прорастать при ограниченном наборе условий), глубокого покоя (из которого нельзя вывести даже при благоприятных условиях) и вынужденного, или послепокоя (при котором восстанавливается способность к росту) (Генкель, Окнина, 1969; Perry, 1971). Для снятия глубокого покоя необходим определенный период охлаждения, а для роста — тепло (Champagnat, 1983; Уоринг, Филлипс, 1984).

Во время прохождения растением фаз годичного цикла апекс вегетативного побега претерпевает изменения как морфолого-анатомического, так и физиологического плана. Структура апекса в целом и его клеток в частности на отдельных этапах годичного цикла представлены в ряде работ (Cragg, Willison, 1980; Lynch, Rivera, 1981; Berggren, 1984, 1985, 1987). В серии статей S. Sagisaka с соавт. (Sagisaka et al., 1989; Sagisaka, 1992; Kuroda, Sagisaka, 1993) изменение ультраструктуры на разных стадиях периода покоя обсуждается в связи с проблемой морозоустойчивости клетки. В исследованиях J. Dereuddre (1972, 1981), M. Bouvier-Durand с соавт. (1981) особое внимание уделяется появлению на определенной стадии периода покоя стопок параллельно расположенных цистерн гранулярного эндоплазматического ретикулума (ГЭР). Подробно исследована структура клеток камбия, находящихся в активном и покоящемся состоянии (Mia, 1970; Catesson, 1981; Rao, Catesson, 1987; Sennerby-Forsse, 1987; Mellerowicz et al., 1990). Разнообразные аспекты функционирования меристематических клеток на разных стадиях развития растения, изменение биохимического состава и метаболической активности обсуждаются в работах E. Bachelard, F. Wightman (1973, 1974), D. Mousdale (1983), H. Kuroda с соавт. (1991). Структурные перестройки, происходящие в клетках при искусственном охлаждении растения, описываются J. Dereuddre (1980, 1981), H. Tort, J. Lagarde (1981).

Практически все вышеперечисленные исследования опираются на описание качественных изменений ультраструктуры клеток меристемы без привлечения методов количественной обработки, за исключением работы B. Berggren (1985) с подсчетом парциальных объемов отдельных клеточных структур и исследования S. Sagisaka с соавт. (1989) по изменению числа митохондрий. Данные по морфометрической обработке материала приводятся лишь в работах по исследованию сезонных изменений ультраструктуры зрелых клеток (Наумова, Мирославов, 1986; Алексеева, 1991; Мирославов и др., 1992; Koteyeva, 1996). Необходимо отметить, что точные количественные параметры не только существенно дополняют картину структурных перестроек в клетке, но и позволяют судить о степени функциональной активности клетки и ее структур. В настоящем исследовании представлены данные по качественным и количественным изменениям, происходящим в клетках апикальной меристемы конуса нарастания сосны обыкновенной на протяжении всего годичного цикла.

Материал и методика

Объектом исследования послужил представитель сем. *Pinaceae* — *Pinus sylvestris* L. Сбор материала проводили в 1990—1993 гг. Для исследования брали вегетативные почки из среднего яруса кроны 30-летнего дерева сосны обыкновенной, произрастающего на севере Ленинградской обл. Фиксации проводили ежемесячно.

Почки препарировали; удаляли почечные чешуи и лишние ткани для облегчения проникновения фиксатора. Для трансмиссионной электронной микроскопии материал фиксировали по общепринятой методике 5—6 ч на холоде или в тепле в 3%-м растворе глутаральдегида на фосфатном буфере (pH 7.4); промывали буфером (pH 7.4); постфиксировали в 2%-м растворе четырехокиси осмия на фосфатном буфере (pH 8.0) 10—12 ч на холоде или в тепле соответственно; обрабатывали 2%-м раствором уранилацетата в 70%-м этиловом спирте; обезвоживали в серии спиртов и ацетоне; заливали в смесь аралдит-эпон.

При изучении ультраструктурных изменений в годичном цикле клеток апикальной меристемы проводили морфометрическую обработку. Использовали снимки продольных срезов клеток 2—4-го слоя периферической меристемы апекса сосны. Определяли площадь среза клетки с помощью палетки с шагом 0.5 см. Подсчитывали число пластид, митохондрий, диктиосом на срезе клетки, линейные размеры и площадь органелл. Парциальный объем компонентов клеток определяли методом сеток случайного шага (Силаева, Силаев, 1979). Протяженность мембранной системы пластид измеряли с помощью курвиметра. Достоверность различий оценивалась по t-критерию Стьюдента для 95%-го уровня значимости (Лакин, 1990). В таблицах приведены средние значения и их среднеквадратические ошибки.

Результаты исследования и их обсуждение

Период роста вегетативного побега и формирования почки (летний период)

Каждый вегетационный сезон у терминального побега любого вида хвойных растений начинается и завершается заложением всех структур почки, отчего годичный цикл развития приобретает вид замкнутого кольца (Артемов, 1976). Первыми покровными чешуями нового побега, продолжающего терминальный рост ветви, становятся последние зачатки катафиллов, образовавшиеся еще осенью прошлого года (табл. I, *1*). Оставаясь недифференцированными до весны, они с наступлением

ТАБЛИЦА 1

Динамика количественных характеристик ядра и размеры клеток апикальной меристемы *Pinus sylvestris* в годичном цикле

Месяц	Диаметр, мкм		Число ядрышек на срез клетки	Площадь клетки, мкм^2
	ядра	ядрышка		
Июнь	9.88±0.23	1.87±0.10	1.38±0.08	144.73±5.48
Июль	10.66±0.22	1.49±0.06	1.67±0.09	157.13±6.03
Сентябрь	8.55±0.28	1.02±0.02	1.02±0.05	123.40±6.11
Октябрь	8.70±0.21	1.13±0.06	0.84±0.05	130.34±5.17
Ноябрь	9.21±0.26	1.11±0.05	0.90±0.05	138.26±5.51
Декабрь	9.68±0.14	1.17±0.06	1.09±0.06	139.90±3.93
Январь	10.00±0.25	1.47±0.07	1.15±0.06	149.36±5.07
Февраль	9.48±0.27	1.37±0.07	1.25±0.07	135.47±5.43
Март	9.67±0.22	1.45±0.07	1.33±0.07	135.34±6.35
Апрель	9.92±0.25	2.05±0.10	1.27±0.07	144.17±6.55
Май	10.61±0.13	1.53±0.08	1.43±0.07	156.42±5.52

первого тепла начинают быстро расти и дифференцироваться. Апекс главного побега остается неактивным в течение первых нескольких недель роста материнского побега. Возобновление меристематической активности апекса удлиненного побега сопровождается образованием новых зачатков защитных органов, которые J. Romberger (1963) называет стерильными катафиллами, так как они не дают в пазухе зачатков брахибластов. Их медленное продуцирование продолжается весь период быстрого удлинения побега. К середине июля верхушечная меристема значительно увеличивается в объеме. Она переходит к заложению примордиев чешуй, в пазухах которых, начиная с третьего или четвертого ряда на оси конуса нарастания, вскоре образуются меристематические выпячивания — инициальные бугорки будущих латеральных побегов ауксибласта (табл. I, *2*). Боковые участки пазушного бугорка сначала образуют примордии собственных покровных чешуй, а после достижения пазушной меристемой максимального объема формируются примордии фотосинтезирующих листьев укороченного побега. После образования зачатков хвои апекс брахибласта из куполообразного постепенно превращается в маленький конусовидный бугорок, зажатый между растущими примордиями хвои. В сентябре, таким образом, уже имеется полностью сформированная почка.

В течение лета в структуре клеток периферической меристемы, которые имеют типичное для данной ткани строение (табл. I, *3*), различий не наблюдается. Меристематические клетки апекса побега сосны имеют изодиаметрическую форму. Средняя площадь среза в июле составляет 157.13 мкм² (табл. 1). Клеточная оболочка тонкая (в среднем 0.1—0.2 мкм толщ.), плазмодесмы многочисленные. Ядро округлой или эллипсовидной формы, имеет ровные очертания, располагается в центре клетки и занимает около половины парциального объема клетки (табл. 2). Тип ядер — хромонемный, со сравнительно мелкими редкими глыбками конденсированного хроматина, слабо связанными друг с другом. Ядрышки разрыхленные, крупные (табл. 1). Гранулярный компонент преобладает; часто выявляется ядрышковая вакуоль.

Пластиды мелкие (табл. 3), неправильной формы, часто встречаются изогнутые, удлиненные (табл. I, *3*). Строма электронно-плотная, зернистая; в ней хорошо различимы рибосомы. Мембранная система развита слабо, представлена одиночными тилакоидами и хорошо развитым периферическим ретикулумом, иногда с расширенными цистернами. Крахмальные зерна не обнаруживаются. Профили делящихся пластид встречаются довольно часто, однако число пластид в течение лета остается постоянным, видимо, из-за того, что скорость деления пластид строго совпадает со скоростью клеточного деления (Гамалей, Милашвили, 1986).

ТАБЛИЦА 2

Парциальный объем компонентов клеток апикальной меристемы *Pinus sylvestris* в годичном цикле

Месяц	Ядро	Ядрышко	Пластиды	Митохондрии	Вакуоли	Липиды	Цитоплазма	Клеточная стенка
Июнь	50.61±1.45	2.82±0.15	2.47±0.13	3.30±0.20	2.16±0.12	0.13±0.008	41.42±0.44	5.68±0.16
Июль	47.89±0.95	1.84±0.10	3.06±0.15	4.72±0.23	1.57±0.07	0.49±0.01	44.43±0.66	5.62±0.12
Сентябрь	47.07±2.18	0.81±0.04	3.44±0.17	4.77±0.20	1.61±0.10	3.31±0.15	40.64±2.01	7.37±0.31
Октябрь	42.70±1.44	0.65±0.04	6.07±0.28	4.27±0.18	1.99±0.10	4.68±0.23	35.83±1.04	14.80±0.62
Ноябрь	43.99±2.13	0.45±0.04	3.98±0.20	4.22±0.21	1.79±0.09	3.74±0.19	39.52±1.70	10.96±0.49
Декабрь	46.51±0.89	0.55±0.03	3.28±0.18	4.77±0.16	0.99±0.06	4.40±0.24	37.52±1.05	10.58±0.36
Январь	44.98±1.33	1.19±0.06	5.40±0.22	5.04±0.17	1.23±0.07	1.55±0.08	43.66±1.12	8.58±0.38
Февраль	43.27±1.73	1.56±0.06	5.42±0.19	4.02±0.16	0.77±0.05	2.40±0.13	44.04±1.54	9.52±0.37
Март	42.23±1.38	1.10±0.05	4.23±0.16	3.90±0.19	1.19±0.06	4.62±0.23	41.47±0.93	10.49±0.39
Апрель	44.76±1.78	2.85±0.11	4.79±0.18	5.39±0.27	1.37±0.06	5.46±0.81	40.12±1.84	8.29±0.34
Май	45.74±1.54	1.80±0.09	2.75±0.15	4.72±0.18	1.75±0.06	0.93±0.06	45.34±1.05	6.24±0.31

ТАБЛИЦА 3

Количественные характеристики компонентов клеток апикальной меристемы *Pinus sylvestris* в годичном цикле

Месяц	Число на 100 мкм^2 среза клетки		Размеры, мкм*		Парциальный объем крахмальных зерен в пластидах, %	Длина тилакоидов на срезе пластиды, мкм	Площадь среза пластиды, мкм^2 **	Число диктиосом на 100 мкм^2 среза клетки
	пластид	митохондрий	пластид	митохондрий				
Июнь	3.91±0.19	9.22±0.38	$\frac{1.37\pm0.04}{0.44\pm0.01}$	$\frac{0.84\pm0.04}{0.60\pm0.03}$	0	1.84±0.10	$\frac{0.41\pm0.02}{0.41\pm0.02}$	1.83±0.09
Июль	3.69±0.18	10.08±0.46	$\frac{1.40\pm0.04}{0.52\pm0.02}$	$\frac{0.73\pm0.02}{0.58\pm0.01}$	0	1.31±0.08	$\frac{0.54\pm0.03}{0.54\pm0.03}$	1.69±0.09
Сентябрь	4.27±0.22	11.41±0.46	$\frac{1.37\pm0.04}{0.88\pm0.02}$	$\frac{0.77\pm0.03}{0.59\pm0.01}$	12.0	0.30±0.02	$\frac{0.75\pm0.03}{0.66\pm0.03}$	1.14±0.06
Октябрь	4.31±0.19	12.99±0.67	$\frac{1.48\pm0.01}{1.00\pm0.01}$	$\frac{0.61\pm0.01}{0.50\pm0.01}$	39.57	0.70±0.04	$\frac{1.39\pm0.07}{0.84\pm0.04}$	1.93±0.10
Ноябрь	3.41±0.17	13.64±0.56	$\frac{1.39\pm0.03}{1.04\pm0.04}$	$\frac{0.71\pm0.03}{0.54\pm0.02}$	20.79	0.56±0.03	$\frac{1.01\pm0.05}{0.80\pm0.04}$	1.52±0.09
Декабрь	3.58±0.17	10.75±0.48	$\frac{1.32\pm0.03}{0.99\pm0.02}$	$\frac{0.62\pm0.01}{0.54\pm0.01}$	8.70	0.24±0.02	$\frac{0.92\pm0.04}{0.84\pm0.04}$	0.78±0.05
Январь	3.21±0.19	12.10±0.59	$\frac{1.47\pm0.04}{1.20\pm0.02}$	$\frac{0.65\pm0.01}{0.58\pm0.01}$	8.70	1.07±0.07	$\frac{1.15\pm0.05}{1.05\pm0.05}$	1.26±0.07
Февраль	4.01±0.20	12.27±0.62	$\frac{1.35\pm0.01}{0.81\pm0.01}$	$\frac{0.59\pm0.01}{0.48\pm0.01}$	5.10	2.07±0.09	$\frac{0.98\pm0.04}{0.93\pm0.04}$	1.81±0.10
Март	3.32±0.18	10.35±0.56	$\frac{1.42\pm0.03}{0.88\pm0.02}$	$\frac{0.71\pm0.02}{0.53\pm0.02}$	11.88	1.35±0.08	$\frac{1.01\pm0.05}{0.89\pm0.04}$	0.90±0.05
Апрель	4.08±0.20	10.38±0.48	$\frac{1.52\pm0.03}{0.67\pm0.02}$	$\frac{0.77\pm0.02}{0.61\pm0.02}$	15.38	1.29±0.08	$\frac{0.78\pm0.04}{0.66\pm0.03}$	1.20±0.07
Май	3.02±0.16	9.56±0.44	$\frac{1.40\pm0.03}{0.56\pm0.01}$	$\frac{0.71\pm0.01}{0.60\pm0.02}$	22.08	1.41±0.08	$\frac{0.77\pm0.03}{0.60\pm0.03}$	1.50±0.09

Примечание. * Над чертой — длинная ось, под чертой — короткая ось. ** Над чертой — с учетом крахмальных зерен, под чертой — без учета крахмальных зерен.

Митохондрии располагаются беспорядочно по всей цитоплазме; на 100 мкм² площади среза клетки приходится около 10 органелл, по размерам лишь немного уступающих пластидам (табл. 3). Матрикс с обширными электронно-прозрачными участками, не занятыми кристами; его электронная плотность сходна с общим фоном гиалоплазмы. Кристы короткие, немногочисленные, тяготеют к периферии органеллы.

Диктиосомы состоят из 3—4 цистерн, они отчленяют небольшое количество мелких пузырьков. Эндоплазматический ретикулум гранулярного типа; встречаются отдельные короткие профили цистерн. В гиалоплазме наблюдается обилие рибосом, преимущественно моносом. Вакуоли мелкие, многочисленные, округлой или неправильной формы, разбросаны по всему объему цитоплазмы. Они имеют прозрачное содержимое, в котором иногда встречаются хлопьевидные осмиофильные включения (табл. I, *3*).

Период зимнего покоя и стадия начального роста побега

Начиная с сентября и на протяжении всего периода покоя, в зависимости от его стадии, в клетке апикальной меристемы происходят структурные изменения, по которым можно судить о ее функциональном состоянии и которые, по-видимому, имеют значение как для морозоустойчивости, так и для процесса восстановления функциональной активности меристематической клетки ранней весной.

Ядро. Начиная с сентября глыбки конденсированного хроматина постепенно увеличиваются в размерах и уплотняются, образуя связанные между собой конгломераты неправильной формы, которые достигают максимальной степени развития и плотности в январе—феврале; к маю хроматин разрыхляется и структура ядра становится подобна летней. Средний диаметр ядра минимален в сентябре—октябре, затем слегка возрастает; максимальные размеры наблюдаются после начала в апексе делений клеток в мае и весь летний период (табл. 1). Число ядрышек на срез ядра и их размеры также минимальны осенью, но начинают увеличиваться в январе (табл. 1, 2).

По поводу состояния структуры ядра и ядрышка в зимний период существуют довольно разнообразные сведения. Одни авторы отмечают большую конденсацию хроматина в ядре и преобладание фибриллярного компонента в ядрышке в зимнее время (Kupila-Ahvenniemi, Hohtola, 1980; Catesson, 1981; Tort, Lagarde, 1981; Наумова, Мирославов, 1986), другие не наблюдали изменений (Bouvier-Durand et al., 1981; Lynch, Rivera, 1981; Berggren, 1985, 1987); W. Nagl (1979) отмечает видоспецифичность структуры ядра. Таким образом, в литературе не существует единого мнения по поводу состояния ядерного аппарата на стадии покоя.

Данные, приведенные в настоящей работе, согласуются с данными тех исследователей, которые наблюдали изменения структуры ядра зимой. Судя по структурным показателям активности ядра, которые приведены А. Е. Васильевым (1989), изменение качественных и количественных характеристик ядра и ядрышка на протяжении периода покоя, по-видимому, свидетельствует о некотором снижении активности ядерного аппарата после прекращения в апексе митозов в сентябре (стадия органического покоя) с последующим постепенным восстановлением активности начиная с января (стадия вынужденного покоя).

Пластидом. В годичном цикле отмечается определенная динамика размеров и формы пластид. Осенью их форма изменяется на срезе от эллипсовидной до округлой за счет постепенного увеличения короткой оси (табл. 3). Наряду с разбуханием наблюдается просветление стромы. В зимний период в пластидах часто выявляются пластоглобулы.

Достаточно четко прослеживается динамика протяженности внутренних мембран пластид. Начиная с сентября длина тилакоидов на срез органеллы снижается (табл. 3). В это же время реже встречаются и элементы периферического ретикулума, а в октябре они не выявляются вовсе; отдельные профили ретикулума появляются лишь в мае. Протяженность мембранной системы значительно увеличивается в конце января—феврале. В это время тилакоиды группируются по 3—6 и располагаются параллельно друг другу, но не образуют грану (табл. I, *4*).

В спорогенных клетках микростробилов сосны обыкновенной, произрастающей в Финляндии, в январе—феврале также имеются пластиды с параллельной организацией мембран, но более характерно в этот период концентрическое расположение мембран и везикулы (Hohtola et al., 1984). Предполагается, что эти структуры — следствие адаптации к холоду. Как отмечает S. Sagisaka (1992), вскоре после выхода из состояния глубокого покоя в середине января—начале февраля в пластидах клеток апикальной меристемы почек *Populus euramericana* формируются проламеллярные тела. У растений, помещенных в оранжерею, такие изменения не наблюдаются, а почки не распускаются в положенные сроки. Sagisaka предполагает, что последовательность реакций, включающих в себя возобновление роста, может быть тесно связана с формированием проламеллярных тел, которое в свою очередь может зависеть от влияния низких температур.

Вполне возможно, что формирование тилакоидов и их параллельное расположение в январе—феврале связаны с влиянием низких температур, однако адаптивный характер (к холоду) такой структурной организации тилакоидов вызывает сомнение, поскольку трудно себе представить, каким образом процесс синтеза мембран в середине зимы может повышать морозоустойчивость клетки. Гораздо более вероятно предположение Sagisaka (1992) о возможном значении структурной реорганизации мембранной системы пластид для процесса возобновления роста.

Ранней осенью в пластидах клеток меристемы появляются крахмальные зерна (КЗ). Содержание крахмала в пластиде максимально в октябре (табл. I, *5*), затем постепенно и значительно уменьшается, достигая минимальных значений в феврале; весной парциальный объем КЗ вновь увеличивается (табл. 3).

Большинство авторов (Lynch, Rivera, 1981; Tort, Lagarde, 1981; Berggren, 1985, 1987, и др.), изучавших структуру клеток меристемы в зимний период, отмечают наличие крахмала в пластидах. В кортикальных клетках *Malus pumila* крахмал накапливается с конца августа, исчезает в декабре, когда устойчивость растения к холоду максимальна, и вновь появляется в конце марта (Kuroda, Sagisaka, 1993); подобная динамика содержания крахмала описывается и для клеток апикальной меристемы *Populus euramericana* (Sagisaka, 1992). В спорогенных клетках микростробилов сосны обыкновенной максимум содержания крахмала в пластидах также наблюдается ранней осенью и поздней зимой (Hohtola et al., 1984).

Согласно J. Donnely (1974), исследовавшему транспорт углеводов у *Populus grandidentata*, на последней стадии формообразования (с середины августа по сентябрь) почка импортирует значительное количество продуктов фотосинтеза. С подобной волной притока углеводов в почку, возможно, и связано накопление крахмала в пластидах ранней осенью. Парциальный объем КЗ уменьшается начиная с декабря, когда крахмал, по-видимому, гидролизуется в сахара, защитные качества которых против повреждающего действия низких температур давно известны (Kozlowski, 1992). Увеличение доли крахмала весной связано, вероятно, с ресинтезом его из сахаров и второй волной притока углеводов в почку, которая, согласно E. Bachelard и F. Wightman (1973), наблюдается ранней весной во время выхода из состояния покоя до начала роста почки.

В сентябре в клетках апикальной меристемы встречаются пластиды с перетяжкой. Наличие кольца филаментов около оболочки вокруг перетяжки, которое, по данным M. Tewinkel, D. Volkmann (1987), характерно лишь для делящихся пластид, и повышение числа пластид на срез клетки в сентябре—октябре в 1.3 раза (табл. 3) позволяют интерпретировать подобные пластиды как делящиеся. Профили пластид с перетяжкой (табл. II, *1*; перетяжка показана стрелками) часто обнаруживаются в клетках в течение всего периода покоя. Однако начиная с ноября число органелл остается на уровне летнего периода (табл. 3). Объяснить это можно тем, что наряду с делением в клетке происходит слияние пластид, тем более что для зрелых клеток в период покоя процесс слияния пластид описан (Наумова, Мирославов, 1986; Алексеева, 1991; Мирославов и др., 1992; Koteyeva, 1996). И действительно, вместе с пластидами с перетяжкой в меристематических клетках обнаруживаются парные пластиды, окруженные общей наружной мембраной, но еще отделенные друг от друга внутренней (табл. II, *2*). Тилакоиды в этом случае не располагаются вдоль удлиненной оси парной пластиды, как это часто наблюдается у профилей деления.

По визуальной оценке, пролиферация пластид происходит в середине зимы после выхода из состояния глубокого покоя и в клетках апикальной меристемы *Populus euramericana* (Sagisaka, 1992). Деление пластид наблюдалось с середины ноября до марта в кортикальных клетках ветвей *Malus pumila* (Kuroda, Sagisaka, 1993). Процесс слияния пластид для меристематических клеток не описан. Морфометрическое исследование числа пластид в годичном цикле было проведено лишь для зрелых тканей. Так, осенью в полностью сформированных клетках мезофилла хвои *Taxus cuspidata, Pinus sylvestris* и феллодермы *Phellodendron amurense* пластиды делятся и их число увеличивается; зимой пластиды сливаются и их численность уменьшается, весной часть хлоропластов в клетке разрушается (Наумова, Мирославов, 1986; Алексеева, 1991; Мирославов и др., 1992; Koteyeva, 1996). Строго определенная последовательность этих процессов дает основание предполагать наличие по крайней мере частичного обновления хлоропластов в течение жизни зрелой клетки (Мирославов и др., 1992).

Итак, в отличие от зрелой клетки, где процессы деления и слияния пластид разделены во времени и соответственно наблюдается четкая динамика численности органелл, в меристематической клетке незначительное изменение числа пластид в клетке в осенне-зимний период по сравнению с летним связано, вероятно, с тем, что процессы деления и слияния пластид в клетке происходят одновременно. Причина и значение этих структурных процессов неясны.

Хондриом. Размеры (табл. 3) и ультраструктура митохондрий клеток меристемы сосны обыкновенной в годичном цикле изменяются незначительно. В меристематических клетках на протяжении всего года митохондрии сохраняют признаки ювенильности: наличие обширных зон, не занятых кристами; кристы короткие, приурочены к периферии органеллы. В осенне-зимний период у этих органелл просветляется матрикс, число и размеры крист несколько уменьшаются.

В течение периода покоя в клетках апикальной меристемы увеличивается число митохондрий (табл. 3); гантелевидные профили делящихся митохондрий встречаются в течение всего периода покоя (табл. II, *3*; область перетяжки показана стрелками).

Увеличение числа митохондрий обнаружено также в клетках феллодермы и коровой паренхимы *Phellodendron amurense* (Наумова, Мирославов, 1986), клетках мезофилла *Taxus cuspidata* (Алексеева, 1991) и *Pinus sylvestris* (Koteyeva, 1996). Предполагается, что увеличение численности митохондрий в осеннее время связано с ростом энергетических затрат, идущих на биосинтез новых белков и липидов, а также с необходимостью компенсировать влияние пониженных температур на интенсивность дыхания (Новицкая, 1984).

По данным физиологов (Kozlowski, 1992), интенсивность дыхания минимальна в зимний период, что показано для почек, ветвей, корней и целых растений. Максимальная интенсивность дыхания приходится на время распускания почек, когда еще нет ассимилятов, поступающих в результате фотосинтеза, и идет мобилизация углеводного резерва. Согласно данным Sagisaka с соавт. (1989), пролиферация митохондрий в клетках меристемы почек *Populus euramericana* и *Malus pumila* происходит до возобновления ростовых процессов сразу после выхода из состояния глубокого покоя. По мнению авторов, заранее сформированный пул митохондрий позволяет с началом роста быстро обеспечить энергетические потребности клетки.

Таким образом, пролиферация митохондрий в клетках апикальной меристемы ранней осенью имеет значение как для поддержания жизнедеятельности клетки на протяжении всего периода покоя, так и для быстрого восстановления функциональной активности апикальной меристемы на стадии начального роста вегетативного побега.

Гранулярный эндоплазматический ретикулум (ГЭР). Почти на протяжении всего года в меристематических клетках ГЭР представлен отдельными цистернами. Лишь в декабре—январе наблюдается агрегация элементов ГЭР в виде стопок параллельно расположенных цистерн (табл. II, *4*). Расстояние между соседними цистернами составляет около 0.05 мкм. В январе в некоторых клетках цистерны располагаются более рыхло, а начиная с февраля ГЭР опять представлен лишь отдельными короткими цистернами.

В клетках апикальной меристемы и листовых примордиев почек в различных семействах покрытосеменных также описываются появляющиеся в зимнее время группы параллельно расположенных цистерн ЭР (Dereuddre, 1972). Группы возникают в ноябре—декабре и образуются, вероятно, в результате ассоциации отдельных цистерн ЭР. В меристематических клетках корешка зародыша *Pyrus malus* (Bouvier-Durand, 1981), в клетках прокамбия *Salix schwernii* (Berggren, 1987), в спорогенных клетках микростробилов *Pinus sylvestris* (Hohtola et al., 1984) начиная с октября цистерны ГЭР также группируются в стопки и сохраняются до начала активного состояния, причем формирование этих структур наблюдается также при искусственном охлаждении (Dereuddre, 1980, 1981). Агрегацию цистерн ГЭР связывают с уменьшением клеточной активности в определенные периоды годичного цикла, а при восстановлении клеточных синтезов наблюдается рассеивание цистерн (Dereuddre, 1981). Плотная упаковка элементов ГЭР характерна для нестимулированных пищеварительных железок *Aldrovanda vesiculosa* и рассматривается как неактивная форма ретикулума, форма запаса цистерн. Разборка пачек цистерн после стимуляции отражает активацию ГЭР и переход к синтезу белков (Муравник и др., 1995).

В меристематических клетках, таким образом, агрегация элементов ГЭР в виде параллельно расположенных цистерн в декабре—январе характеризует неактивное состояние ГЭР.

Клеточная оболочка (КО). Известно, что оболочка меристематической клетки достаточно тонкая, однако оказалось, что при подготовке растения к зиме она значительно, но неравномерно утолщается (табл. I, *5*). В неутолщенных местах КО располагаются плазмодесмы. Оболочка клетки осмиофильная, состоит из слоев, отличающихся электронной плотностью и толщиной. Утолщение КО начинается в сентябре, а в октябре достигает максимального значения (толщина составляет в среднем 1.12 мкм); особенно массивная оболочка формируется в углах контакта нескольких клеток (до 2.2 мкм толщ.). Парциальный объем КО возрастает почти в 2.6 раза по сравнению с летним периодом (табл. 2). Необходимо отметить, что утолщение клеточных стенок отмечается не во всех зонах апекса: наиболее значительно оно у клеток периферической и сердцевинной меристемы. В период утолщения КО число диктиосом увеличивается, достигая максимума в октябре (табл. 1). С декабря наблюдается постепенное уменьшение толщины оболочки, а в марте — незначительное увеличение (табл. 2).

Утолщенные КО описаны также у клеток сердцевинной меристемы апекса покоящегося побега *Rhododendron maximum* (Lynch, Rivera, 1981). Авторы полагают, что образование утолщений обусловлено отсутствием роста клеток при продолжении активной деятельности аппарата Гольджи в осенний период и что утолщение клеточной стенки не связано с процессом запасания полисахаридов. Данные по динамике толщины оболочки в клетках апикальной меристемы сосны на протяжении периода покоя не подтверждают это предположение. Действительно, если утолщение оболочки связано с прекращением роста клетки, то уменьшение толщины КО в середине зимы должно было бы сопровождаться увеличением размеров клеток меристемы, что не происходило в случае сосны (табл. 1). По-видимому, материал КО начиная с января (когда наблюдается уменьшение ее толщины) утилизуется в процессе жизнедеятельности клетки. В физиологических исследованиях приводятся примеры отложения запасных полисахаридов в клеточных оболочках в период покоя. Так, при изучении состава гемицеллюлоз в подземных органах (ксилоподиях) *Ocimum nudicaule* было показано, что в период покоя в оболочках клеток увеличивается фракция более растворимых гемицеллюлоз, которые мобилизуются во время прорастания, трансформируясь в низкомолекулярные сахара (Figueiredo-Ribeiro et al., 1992). В обзоре T. Kozlowski (1992) также приводятся примеры накопления гемицеллюлоз в клеточных стенках во время периода покоя.

Таким образом, оболочки клеток меристемы утолщаются осенью, что, возможно, связано с отложением запасных полисахаридов, которые постепенно мобилизуются в процессе жизнедеятельности клетки во время зимнего покоя и после начала делений клеток на стадии начального роста вегетативного побега (апрель—май).

Липидные капли (ЛК). В течение года в клетках апикальной меристемы наблюдается определенная динамика накопления липофильных веществ. Размеры и количество ЛК и соответственно их парциальный объем в клетке начинают увеличиваться в сентябре; в январе содержание липидов в клетке резко падает, а весной вновь возрастает (табл. 2). Все авторы (Cragg, Willison, 1980; Lynch, Rivera, 1981; Hohtola et al., 1984; Berggren, 1985, 1987, и др.), исследовавшие сезонные изменения ультраструктуры, отмечают накопление липидов в зимнее время. Однако динамика накопления ЛК, подобная той, которая наблюдалась у клеток апикальной меристемы сосны, не описана. Так, в спорогенных клетках микростробилов *Pinus sylvestris* обнаружено лишь постепенное увеличение содержания липидов с сентября по апрель (Hohtola et al., 1984).

Необходимо отметить сходную динамику накопления запасных веществ (полисахаридов в клеточных оболочках, липидов в цитоплазме и крахмала в пластидах) в клетках апикальной меристемы в годичном цикле: наблюдаются 2 пика увеличения их содержания ранней осенью и весной, которые совпадают по времени с 2 волнами притока углеводов в почку. Первая отмечается на последней стадии формообразования в почке в конце августа—сентябре (Donnelly, 1974; Kozlowski, 1992), когда возникает фонд запасных веществ, который постепенно утилизуется с декабря в процессе жизнедеятельности клетки зимой и при восстановлении функциональной активности весной. Ранневесенний пик накопления запасных материалов клетки, по-видимому, связан с мобилизацией резервных веществ из зрелых тканей растения и второй волной притока углеводов в почку, поскольку, согласно A. Rutter (1957), ранние стадии роста вегетативного побега в основном зависят от запасных веществ, так как интенсивность фотосинтеза еще недостаточна.

Начиная с сентября в цитоплазме преимущественно около плазмалеммы наблюдаются осмиофильные безмембранные структуры, похожие на липидные капли, центральная часть которых электронно-прозрачна. Часто выявляются картины, когда содержимое центральной части этих образований связано с периплазматическим пространством (табл. II, *5*). Такие структуры (их можно назвать осмиофильными телами — ОТ) встречаются лишь в клетках, у которых отмечается утолщение клеточной оболочки; так, в центральных материнских клетках апекса нет ОТ и клеточная стенка неутолщенная.

D. Lynch, T. Rivera (1981) отмечают, что многие из ЛК клеток сердцевинной меристемы апекса покоящегося побега *Rhododendron maximum* имеют особую морфологию: внутренняя часть их не является осмиофильной в отличие от периферии. Авторы объясняют эту особенность тем, что удлиненная фиксация (несколько недель) и окраска (несколько часов) ухудшают осмиофильные характеристики центральной части ЛК. В настоящем исследовании фиксация и окраска не были столь продолжительными, и все же структура ОТ оказалась сходной со структурой ЛК клеток меристемы *Rhododendron maximum.* Lynch и Rivera (1981) описывают картины слияния этих тел друг с другом и с тонопластом; в меристематических клетках сосны наблюдаются картины слияния с плазмалеммой. Большая встречаемость ОТ в клетках периферической меристемы, где наблюдается наибольшее утолщение клеточных стенок ранней осенью, позволяет предположить наличие связи между ОТ и процессом утолщения КО. Однако необходимы дополнительные исследования, чтобы выяснить роль этих структур и приуроченность их к периоду утолщения клеточных стенок.

В мае ультраструктура клеток апикальной меристемы практически ничем не отличается от структуры, свойственной им в летний период (за исключением наличия крахмала в пластидах, который исчезает в июне). Таким образом, годичный цикл развития замыкается. Фиксации, проведенные в течение нескольких лет, подтверждают постоянство сезонных изменений структуры клеток.

Заключение

В результате исследования ультраструктуры клеток апикальной меристемы побега сосны обыкновенной в годичном цикле были выявлены сезонные изменения структуры клеток, связанные с изменениями их функциональной активности.

В летний период качественные и количественные характеристики клеток меристемы постоянны и свидетельствуют о высокой активности всех компонентов клетки в период удлинения вегетативного побега и формирования почки новой генерации. Изменения ультраструктуры на протяжении периода покоя подтверждают мнение большинства исследователей покоя растений (Новицкая, 1984; Berggren, 1987; Kuroda, Sagisaka, 1993) о наличии особого, отличного от летнего, характера метаболизма клетки в осенне-зимний период. Обнаруженные структурные перестройки имеют значение для морозостойкости клетки и поддержания ее жизнедеятельности зимой, а также для процесса восстановления функциональной активности меристематической клетки ранней весной. Так, пролиферация митохондрий в клетках апикальной меристемы ранней осенью создает возможность компенсировать тормозящее влияние низких температур на интенсивность дыхания, покрывать энергетические затраты на протяжении всего периода покоя и особенно на стадии начального роста вегетативного побега. Существенное значение для клеток меристемы имеет создание фонда запасных веществ в осенне-зимний период, поскольку ранние стадии роста вегетативного побега в значительной степени зависят от мобилизации углеводного резерва из-за недостаточной интенсивности фотосинтеза ранней весной. В середине зимы крахмал гидролизуется в сахара, повышая тем самым устойчивость клетки к действию низких температур. Динамика накопления во время периода покоя липидов в цитоплазме, полисахаридов в клеточной оболочке и крахмала в пластидах имеет сходный характер: увеличение их содержания ранней осенью и весной связано с притоком углеводов из зрелых тканей.

Агрегация ГЭР в виде стопок параллельно расположенных цистерн характеризует неактивное состояние ГЭР и вместе с минимальными значениями таких параметров, как размеры и число ядрышек и число диктиосом, свидетельствует о минимальной функциональной активности меристематической клетки в декабре.

О повышении функциональной активности меристематической клетки начиная с января свидетельствуют уменьшение содержания запасных веществ, которые утилизуются в процессе жизнедеятельности клеток, разборка стопок ГЭР, повышение парциального объема ядрышек. Реорганизация тилакоидной системы на этой стадии, согласно предположению Sagisaka (1992), имеет значение для процесса возобновления роста.

Остаются неясными причина и значение процессов деления и слияния пластид, происходящих одновременно в осенне-зимний период. Предполагается, что их инициируют низкие температуры.

Годичный цикл развития замыкается в мае, когда ультраструктура и количественные характеристики клеток апикальной меристемы почти сходны с летними, и повторяется на следующий год, подтверждая периодизм изменений структуры клеток, а следовательно, и ритмичность функционирования меристематической клетки в зависимости от фазы годичного цикла.

Работа выполнена благодаря поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (грант № 94-04-11495).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Алексеева О. А. Возрастные и сезонные изменения структуры хлоропластов и митохондрий в клетках мезофилла тиса остроконечного: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. СПб., 1991. 16 с.

Артемов В. А. Морфогенез побегов *Pinaceae*. Сыктывкар, 1976. 56 с.

Васильев А. Е. Изменение структуры ядра клеток мезофилла в ходе развития листа тополя // Цитология. 1989. Т. 31. № 1. С. 15—22.

Гамалей Ю. В., Милашвили Т. Р. Системы распределения пластид в листьях двудольных // Бот. журн. 1986. Т. 71. № 12. С. 1579—1593.

Генкель П. А., Окнина Е. З. Состояние покоя и его значение в жизни растений // Материалы симп. по физиологии глубокого покоя древесных растений. Уфа, 1969. С. 9—11.

Лакин Г. Ф. Биометрия. М., 1990. 352 с.

Мирославов Е. А., Алексеева О. А., Наумова Л. В. К проблеме обновления хлоропластов // Цитология. 1992. Т. 34. № 8. С. 28—31.

Муравник Л. Е., Васильев А. Е., Потапова Я. Ю. Ультраструктурные аспекты функционирования пищеварительных железок *Aldrovanda vesiculosa* // Физиология растений. 1995. Т. 42. № 1. С. 5—13.

Наумова Л. В., Мирославов Е. А. Сезонные изменения ультраструктуры клеток феллодермы *Phellodendron amurense* (*Rutaceae*) // Бот. журн. 1986. Т. 71. № 2. С. 200—206.

Новицкая Ю. Е. Физиолого-биохимические механизмы адаптации хвойных растений к экстремальным факторам среды // Адаптация древесных растений к экстремальным условиям среды. Петрозаводск, 1984. С. 42—52.

Силаева А. М., Силаев А. В. Методы анализа электронно-микроскопических изображений хлоропластов // Физиология и биохимия культурных растений. 1979. Т. 11. № 6. С. 547—562.

Уоринг Ф., Филлипс И. Рост растений и дифференцировка. М., 1984. 512 с.

Bachelard E. P., Wightman F. Biochemical and physiological studies on dormancy release in tree buds. I. Changes in degree of dormancy, respiratory capacity, and major cell constituents in overvintering vegetative buds of *Populus balsamifera* // Can. J. Bot. 1973. Vol. 51. N 12. P. 2315—2326.

Bachelard E. P., Wightman F. Biochemical and physiological studies on dormancy release in tree buds. III. Changes in endogenous growth substances and a possible mechanism of dormancy release in overwintering vegetative buds of *Populus balsamifera* // Can. J. Bot. 1974. Vol. 52. N 7. P. 1483—1489.

Berggren B. Ultrastructure of the histological zones in vegetative buds of *Salix* spp. // Nord. J. Bot. 1984. Vol. 4. N 6. P. 771—789.

Berggren B. Ultrastructure of dormant buds of *Salix* sp. in early winter // Nord. J. Bot. 1985. Vol. 5. N 5. P. 475—488.

Berggren B. Structure and cytochemistry of the procambium in *Salix* buds during dormancy and dormancy breaking // Nord. J. Bot. 1987. Vol. 7. N 2. P. 153—162.

Bouvier-Durand M., Dereuddre J., Côme D. Le réticulum endoplasmique dans le méristème radiculaire de l'émbryon de Pommier (*Pirus malus* L.): son évolution pendant la levée de dormance au froid // Bull. Soc. Bot. Fr. 1981. Vol. 128. N 2. P. 91—98.

Catesson A.-M. Le cycle saisonnier des cellules cambiales chez quelques feuillus // Bull. Soc. Bot. Fr. 1981. Vol. 128. N 2. P. 43—51.

Cecich R. A., Lersten N. R., Mikshce J. P. A cytophotometric study of nucleic acids and proteins in the shoot apex of white spruce // Amer. J. Bot. 1972. Vol. 59. N 5. P. 442—449.

Champagnat P. Quelques réflexions sur la dormance des bourgeons des végétaux ligneux // Physiol. Vég. 1983. Vol. 21. N 3. P. 607—618.

Cragg F. J., Willison J. H. M. The ultrastructure of quiescent buds of *Tilia europaea* // Can. J. Bot. 1980. Vol. 58. N 16. P. 1832—1843.

Dereuddre J. Sur la presence, en hiver, de groupes de saccules, appartenant au réticulum endoplasmique dans les méristèmes apicaux et les ébauches foliaires de bourgeons d'arbres // J. micros (Fr.). 1972. Vol. 14. N 2. P. 35a.

Dereuddre J. Effets de deux types de refroidissements sur l'ultrastructure des ébauches foliaires du *Picea abies*. I. Étude aprés fixation chimique // Can. J. Bot. 1980. Vol. 58. N 16. P. 1832—1843.

Dereuddre J. Effets d'un traitement à 5 °C sur l'organisation du réticulum endoplasmique dans les ébauches foliaires des bourgeons de *Pirus malus* L. // Bull. Soc. Bot. Fr. 1981. Vol. 128. N 2. P. 83—89.

Donnelly J. R. Seasonal changes in photosynthate transport within elongation shoots of *Populus grandidentata* // Can. J. Bot. 1974. Vol. 52. N 12. P. 2547—2559.

Figueiredo-Ribeiro R. C., Isejima E. M., Dietrich S. M. C., Correa G. B. C. Hemicellulosic polysaccharides from the xylopodium of *Ocimum nudicaule*: changes in composition in dormancy and sprouting // Ann. Bot. 1992. Vol. 70. N 5. P. 405—408.

Hohtola A., Kupila-Ahvenniemi S., Ohtonen R. Seasonal changes in the cytoplasmic structures of sporogenous cells of the Scotch pine // Ann. Bot. Fennici. 1984. Vol. 21. P. 143—149.

Koteyeva N. K. Quantitative characteristics of plastids and mitochondria in apical meristem cells and mesophyll cells of *Pinus sylvestris* L. in annual cycle // Proceed. 11 EUREM Congr. 1996.

Kozlowski T. T. Carbohydrate sources and sinks in woody plants // Bot. Review. 1992. Vol. 58. N 2. P. 107—222.

Kupila-Ahvenniemi S., Hohtola A. Nucleoli of the overwintering strobilal cells of Scotch pine // Protoplasma. 1980. Vol. 105. N 1—2. P. 107—119.

Kuroda H., Sagisaka S. Ultrastructural changes in cortical cells of apple (*Malus pumila* Mill.) associated with cold hardiness // Plant Cell Physiol. 1993. Vol. 34. N 2. P. 357—365.

Kuroda H., Sagisaka S., Asada M., Chiba K. Peroxides-cavenging systems during cold acclimation of apple callus in culture // Plant Cell Physiol. 1991. Vol. 32. N 5. P. 635—641.

Lynch D. V., Rivera E. R. Ultrastructure of cells in the overwintering dormant shoot apex of *Rhododendron maximum* L. // Bot. Gaz. 1981. Vol. 142. N 1. P. 63—72.

Mellerowicz E. J., Riding R. T., Little C. H. A. Nuclear size and shape changes in fusiform cambial cells of *Abies balsamea* during the annual cycle of activity and dormancy // Can. J. Bot. 1990. Vol. 68. N 9. P. 1857—1863.

Mia A. J. Fine structure of active, dormant, and aging cambial cells in *Tilia americana* // Wood Science. 1970. Vol. 3. N 1. P. 34—42.

Mousdale D. M. Seasonal variation and metabolism of abscisic acid in shoot bark and lateral buds of apple (*Malus domestica* Borkh.) // Biochem. Physiol. Pflanzen. 1983. Vol. 178. P. 503—510.

Nagl W. Nuclear ultrastructure: condensed chromatin in plant is species-specific (karyotypical), but not tissue-specific (functional) // Protoplasma. 1979. Vol. 100. N 1. P. 53—71.

Perry T. O. Dormancy of trees in winter // Science. 1971. Vol 171. N 3966. P. 29—36.

Rao K. S., Catesson A.-M. Changes in the membrane components of nondividing cambial cells // Can. J. Bot. 1987. Vol. 65. N 2. P. 246—254.

Romberger J. A. Meristems, growth and development in woody plants // U. S. Dep. Agric. For. Serv. Tech. Bull. 1963. N 1293. P. 1—214.

Rutter A. G. Studies in the growth of young plants of *Pinus sylvestris* L. I. The annual cycle of assimilation and growth // Ann. Bot. 1957. Vol. 21. N 83. P. 399—425.

Sagisaka S. A cold environment is a prerequisite for formation of «plastid initials» in winter buds of poplar // Plant Physiol. 1992. Vol. 99. P. 1657—1663.

Sagisaka S., Asada M., Kuroda H. Dormancy breaking is followed by mitochondria proliferation in poplar and apple trees in milieu of midwinter // Plant Cell Physiol. 1989. Vol. 30. N 1. P. 79—84.

Sennerby-Forsse L. Seasonal variation in structure and function of the vascular cambium and characteristics of the wood in *Salix*: Dissertation. Stokholm, 1987. 19 p.

Tewinkel M., Volkmann D. Observations on dividing plastids in the protonema of the moss *Funaria hygrometrica* Sibth. Arrangement of microtubules and filaments // Planta. 1987. Vol. 172. N 3. P. 309—320.

Tort H., Lagarde J. Etudes ultrastructurales chez le Crosne du Japon cultivé en conditions contrôlées // Bull. Soc. Bot. Fr. 1981. Vol. 128. N 2. P. 99—109.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 25 XI 1996

SUMMARY

The ultrastructure of the shoot apical meristem cells of *Pinus sylvestris* in annual cycle was investigated morphometrically. At the stage of vegetative shoot growth and bud formation in summer the qualitative and quantitative characteristics of meristem cell structure were stable. In preparation for unfavourable winter conditions in early autumn the wall thicken, the reserve substances (lipids in cytoplasme, starch in plastids, polysaccharids in cell walls) accumulate in apical meristem cells; the number and size of nucleoles decrease; the plastid dimensions increase and their membrane system diminishes, the mitochondria number becomes larger due to their divisions. In December the

cisternae of the rough endoplasmic reticulum aggregate into stacks; the dictyosome number and the length of thylakoid membrane become minimal. In January, the endoplasmic reticulum of meristem cells becomes activated (the stacks of rough ER disassemble), the number and size of nucleoli as well as thylakoid length increase and reserve substances partly disappear. During dormancy, in apical meristem cells the images of division and fusion of plastids are observed; the plastid number remains almost unaffected. In May the ultrastructure of meristem cells is different from that in summer only by the presence of starch in plastids.

УДК 581.3 : 581.48 : 582.675

© И. И. Шамров

РАЗВИТИЕ СЕМЯЗАЧАТКА И СЕМЕНИ У *PAEONIA LACTIFLORA* (*PAEONIACEAE*)

I. I. SHAMROV. OVULE AND SEED DEVELOPMENT IN *PAEONIA LACTIFLORA* (*PAEONIACEAE*)

У *Paeonia lactiflora* примордий семязачатка формируется преимущественно за счет периклинальных делений клеток субэпидермы плаценты. Семязачаток почти анатропный, крассинуцеллятный и битегмальный. В нуцеллусе дифференцируются нуцеллярный колпачок, париетальная ткань, подиум и постамент. Внутренний интегумент формируется за счет эпидермальных, а наружный — за счет эпидермальных и субэпидермальных инициалей. Семязачаток с интегументальным тапетумом. Семенная кожура образована производными наружного (преимущественно) и внутреннего (оперкулум) интегумента. Гипостаза 5—6-слойная и сначала представлена таблитчатыми тонкостенными клетками. После оплодотворения ее клеточные стенки лигнифицируются, а в клетках накапливаются танины. Собственно фуникулус почти не выражен, семязачаток сессильный. Имеются мезохалаза и плацентарный обтуратор. Проводящий пучок в халазе разветвляется, при этом одна его ветвь подходит к гипостазе, а другая продолжается в наружный интегумент.

Археспорий и спорогенная ткань многоклеточные. Мегаспороциты развиваются асинхронно, при этом часть их в микропилярном районе спорогенного комплекса преобразуется без мейоза в инициальные клетки диплоспорических зародышевых мешков. В семязачатке перед оплодотворением может образоваться до 4 зародышевых мешков различного происхождения, но только один из них имеет нормальное строение. Обнаружены аномалии в развитии семязачатка, которые позволяют диагностировать аберрантные семязачатки *P. lactiflora* еще до оплодотворения.

Виды сем. *Paeoniaceae* оказались в центре внимания многих эмбриологов в связи с наличием у них уникального типа эмбриогенеза, характеризующегося ценоцитной стадией развития проэмбрио и формированием на его основе большого числа зародышей (Яковлев, 1951). Были предприняты комплексные исследования всех структур семязачатка и семени с целью выявления причин и механизмов, лежащих в основе становления особого типа эмбриогенеза (Яковлев, Иоффе, 1957, 1960, 1961, 1965; Cave et al., 1961; Murgai, 1962; Camp, Hubbard, 1963; Батыгина, Бутенко, 1981; Brukhin, Batygina, 1994). В отличие от собственно эмбриональных структур закономерности дифференциации и динамика структур развивающегося семязачатка и семени оказались почти неизученными.

Настоящее исследование продолжает серию работ, направленных на выявление принципов организации и типизации структур семязачатка цветковых растений (Шамров, 1990, 1994а; Shamrov, 1991; Шамров, Никитичева, 1992; Шамров, Анисимова, 1993; Шамров, Жинкина, 1994).

Материал и методика

Изучен один из видов группы травянистых пионов — *Paeonia lactiflora* Pall. (пион молочноцветковый). Сбор материала производился в течение 1990—1994 г. на территории Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН (Санкт-Петербург).

Завязи фиксировали в смеси FAA (70°-й этиловый спирт, ледяная уксусная кислота, формалин в пропорции 100 : 7 : 7). Срезы толщиной 10—20 мкм окрашивали фуксин-сернистой кислотой по Фёльгену с подкраской гематоксилином по Эрлиху и алциановым синим (Камелина и др., 1992). Были использованы гистохимические реакции для выявления полисахаридов (ШИК-реакция), танинов (1%-й раствор хлорида трехвалентного железа в 0.1 N соляной кислоте) и лигнина (насыщенный раствор флороглюцина в 20%-й соляной кислоте) (Дженсен, 1965). Рисунки выполняли на микроскопе «Ergaval» с помощью рисовального аппарата РА-7У.

Результаты исследования

Строение завязи и семязачатка

Завязь и плацентация. Апокарпный гинецей состоит из 2—5 плодолистиков. По обеим сторонам шва каждого плодолистика двумя рядами на выступающих плацентах располагаются 15—20 семязачатков. В стенке завязи формируется сложная сеть проводящих пучков (рис. 1, *1*), при этом в каждый семязачаток входит один проводящий пучок.

Примордий семязачатка. Образованию примордия семязачатка предшествуют деления клеток в апикальной части плацентарного выроста. В субэпидерме плаценты выделяется группа крупных клеток, делящихся периклинально (рис. 1, *2*). В нижележащих слоях деления клеток ориентированы сначала различно (рис. 1, *2*). Постепенно начинают доминировать периклинальные деления (рис. 1, *2, 3*), в результате чего происходит «выдвижение» примордия семязачатка из плаценты. Наружные производные периклинально делящихся субэпидермальных клеток становятся археспориальными (4—5 клеток), а внутренние — инициалями базальной области нуцеллуса. Клетки, находящиеся с боков периклинально делящихся клеток субэпидермы, представляют собой инициали латеральной области нуцеллуса. Одновременно с выделением археспориальных клеток и инициалей латеральной и базальной областей нуцеллуса отмечаются первые деления в клетках эпидермы на верхушке нуцеллуса, за счет которых в дальнейшем формируется нуцеллярный колпачок. Дифференциация инициалей внутреннего и наружного интегументов происходит синхронно (рис. 1, *4*).

Следующей стадией дифференциации примордия семязачатка является выделение инициалей гипостазы. Они располагаются в виде 1-слойного диска клеток в основании развивающегося внутреннего интегумента. Происходят периклинальные деления археспориальных клеток, в результате которых возникают спорогенные и париетальные клетки. Последние в свою очередь также могут делиться периклинально (рис. 1, *5, 6*). В основании наружного интегумента отмечаются периклинальные деления клеток субэпидермы, из них в дальнейшем формируется наружная область халазы. В семязачатке выделяется прокамбий (5—7 тяжей), доходящий до гипостазы.

Нуцеллус. Семязачаток крассинуцеллятный. В нуцеллусе топографически выделяются апикальная, базальная и латеральная области. Апикальная область формируется за счет клеток париетальной ткани. Сначала она 1—2-слойная (рис. 1, *7*), затем с началом мейоза число слоев увеличивается до 20—25. Ее клетки располагаются 4—5 продольными рядами (рис. 2, *4*). К стадии окончания мегаспорогенеза и на первых этапах развития зародышевого мешка число продольных рядов увеличивается вдвое за счет делений, ориентированных вдоль оси нуцеллуса. Клетки 10—12 слоев над формирующимся мегаспороцитом удлиняются и имеют плотную цитоплазму (рис. 3, *2*). В дальнейшем почти вся париетальная ткань, кроме 2—3 слоев клеток вблизи нуцеллярного колпачка, представлена узкими клетками с плотной цитоплазмой (рис. 3, *4*). Вдоль этих клеток происходит рост зародышевого мешка по направлению к микропиле (рис. 3, *5—7*). При этом происходит их постепенное разрушение и к периоду зиготогенеза они полностью дегенерируют (рис. 4, *2*). На верхушке нуцеллуса за счет периклинальных делений его клеток формируется 2—4-слойный нуцеллярный колпачок (рис. 1, *7*; 2, *2, 4*; 3, *6*). Клетки колпачка

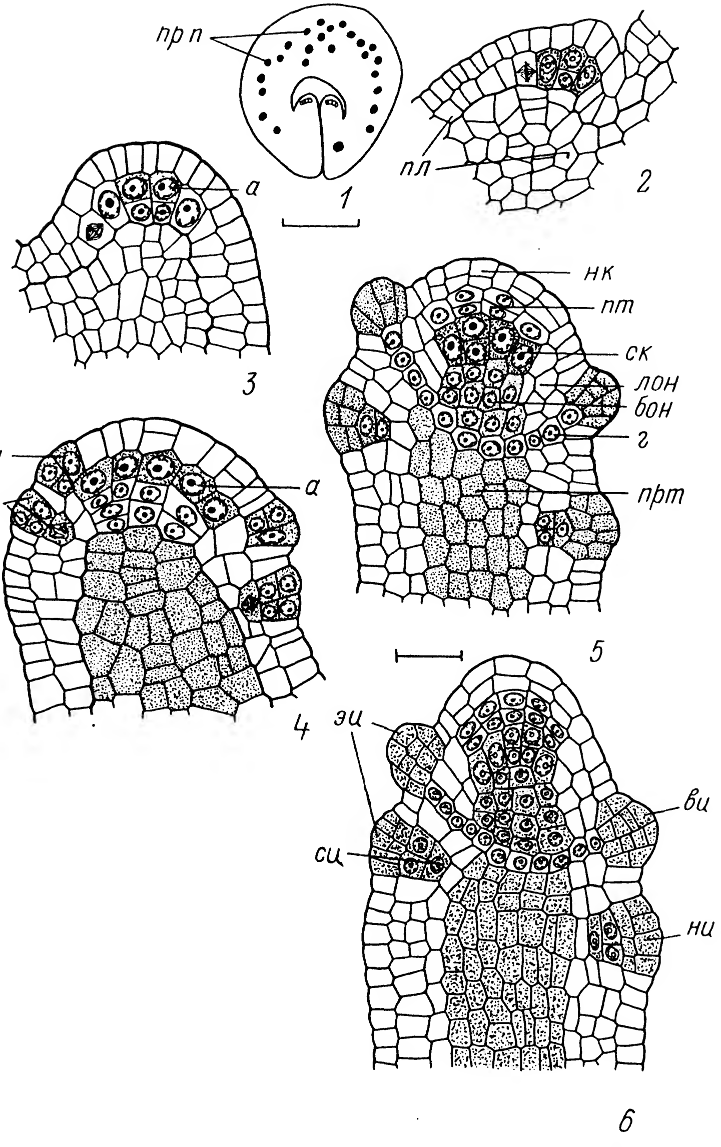


Рис. 1. Возникновение примордия семязачатка на плаценте и его дифференциация.

1 — поперечный срез завязи; *2, 3* — формирование примордия семязачатка; *4—7* — дифференциация различных структур семязачатка. *а* — археспориальная клетка, *бон* — базальная область нуцеллуса, *ви* — внутренний интегумент, *г* — гипостаза, *иви* — инициали внутреннего интегумента, *ини* — инициали наружного интегумента, *лон* — латеральная область нуцеллуса, *ни* — наружный интегумент, *нк* — нуцеллярный колпачок, *пл* — плацента, *пт* — париетальная ткань, *прп* — проводящий пучок, *прт* — прокамбиальный тяж, *си* — субэпидермальные инициали, *ск* — спорогенная клетка, *эи* — эпидермальные инициали. Масштабная линейка: *1—7* — 0.02 мм.

сохраняются в период зиготогенеза и подвергаются постепенной деструкции на стадии ценоцитно-клеточной структуры проэмбрио (рис. 5, 2).

Базальная область нуцеллуса может быть представлена 3—6 рядами клеток из 4—5 слоев каждый в зависимости от числа дифференцирующихся археспориальных клеток и развивающихся затем спорогенных клеток и мегаспороцитов (рис. 1, *6, 7*; 2, *2, 4*; 3, *2, 7*). Клетки базальной области сначала изодиаметрические, с крупными ядрами, в которых выявляются 2—3 ядрышка (рис. 2, *2*); в процессе развития семязачатка они, как и клетки париетальной ткани, удлиняются. Клетки базальной

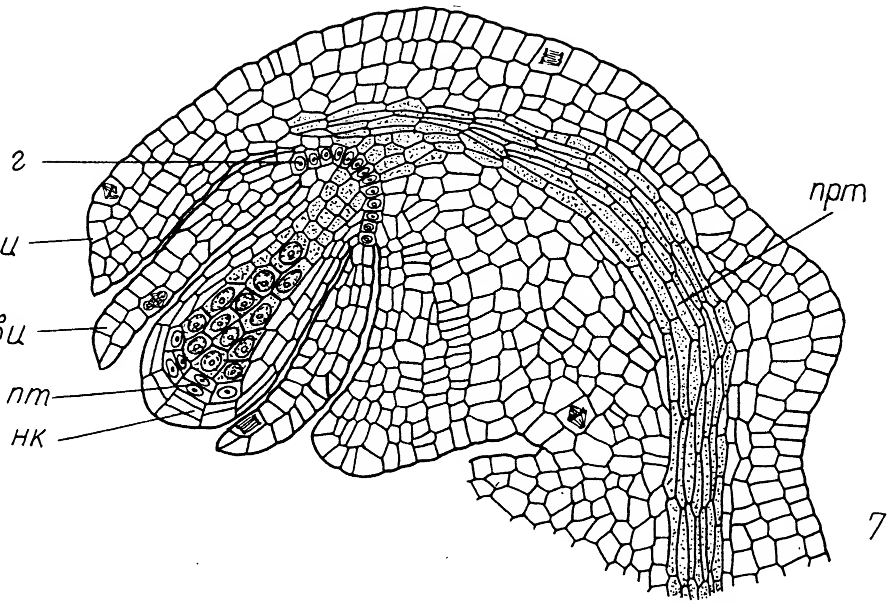


Рис. 1 (*продолжение*).

области нуцеллуса характеризуются плотной цитоплазмой и бо́льшая их часть имеет ядра вытянутой формы (рис. 3, *4*). Ядра клеток 2 нижних слоев, граничащих с гипостазой, округлые. Клетки верхних слоев продольных рядов преобразуются в постамент, а нижних — в клетки центральной части подиума (рис. 3, *7*). После оплодотворения прилегающие к постаменту клетки начинают разрушаться. Затем этот процесс затрагивает и клетки постамента (рис. 5, *3*).

Наиболее массивной является латеральная область нуцеллуса, состоящая из 6—7 слоев клеток (рис. 3, *2, 6, 7*). В период завершения мегаспорогенеза и на начальных этапах развития зародышевого мешка в клетках субэпидермы латеральной области халазальной зоны нуцеллуса начинаются периклинальные деления (рис. 3, *2*), приводящие к формированию латеральной части подиума. Таким образом, в сформированном семязачатке возникает подиум бокаловидной формы из 2—3 слоев таблитчатых клеток (рис. 3, *7*). Его верхняя граница находится на уровне антипод. Подиум на всем протяжении развития остается немногослойным (рис. 4, *3*; 5, *3*). Первые признаки дегенерации в клетках латеральной области микропилярной зоны нуцеллуса обнаруживаются в период зиготогенеза. В период формирования ценоцитно-клеточной структуры проэмбрио нуцеллус семязачатка представлен только эпидермальным слоем, за исключением халазальной зоны, где еще некоторое время сохраняются постамент и подиум. В зрелом семени нуцеллус не сохраняется.

Интегумент. Семязачаток битегмальный. Микропиле образовано экзостомом и эндостомом. Оба интегумента дифференцируются одновременно на стадии спорогенных клеток (рис. 1, *4*). Способы их формирования различаются. Внутренний интегумент формируется за счет эпидермальных инициалей (рис. 1, *5, 6*). В месте возникновения этого интегумента выявляется кольцевидный валик из 2 слоев клеток. Клетки эпидермы делятся в разных направлениях, но чаще антиклинально. В результате этого возникают 4 слоя клеток, первыми из которых периклинально делятся клетки двух средних слоев, отделяя наружу терминальные инициали. Деления клеток боковых слоев как бы запаздывают во времени, в результате чего верхушку формирующегося внутреннего интегумента всегда занимают терминальные инициали.

Доля участия клеток средних и боковых слоев кольцевидного валика в построении внутреннего интегумента неодинакова. Производные клеток боковых слоев образуют

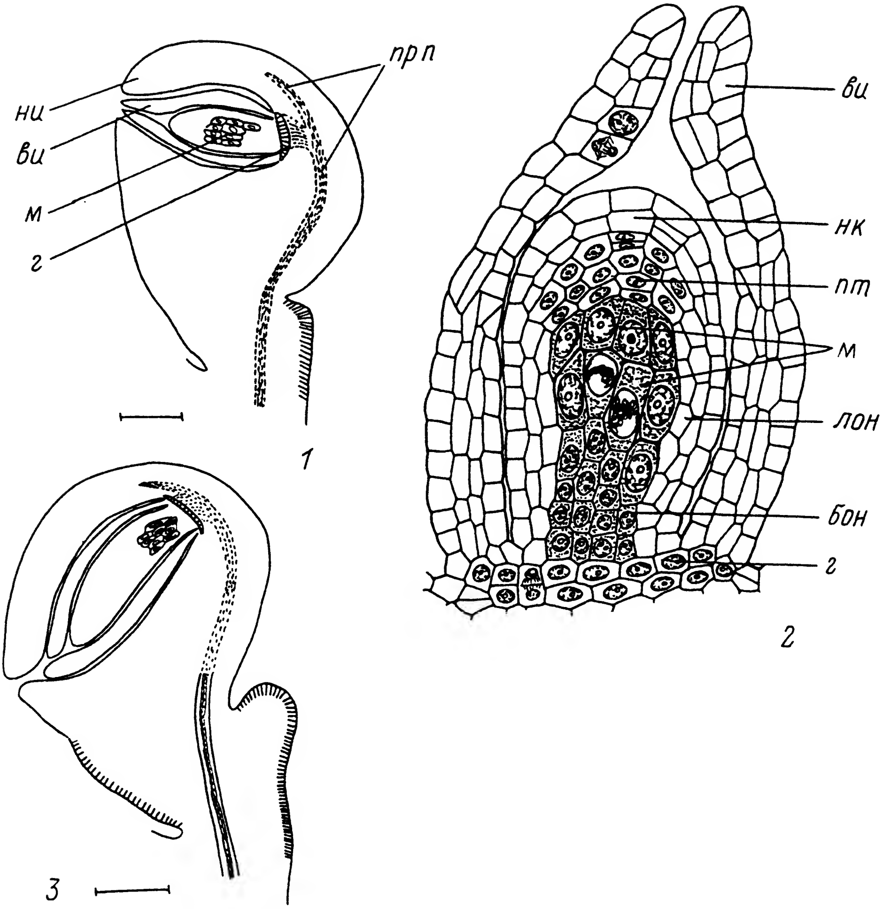


Рис. 2. Семязачаток во время мегаспорогенеза.

1—4 — семязачаток на стадии мегаспороцитов, видна асинхронность в их развитии (*1, 3* — схемы семязачатков, фрагменты которых представлены на *2* и *4* соответственно); *5, 6* — части нуцеллуса с асинхронно развивающимися мегаспороцитами: наряду с мегаспороцитами в профазе I мейоза видно образование диад, 2- и 4-ядерных зародышевых мешков и инициальных клеток диплоспорических зародышевых мешков. *м* — мегаспороциты. Остальные обозначения те же, что и на рис. 1. Масштабная линейка: *1* — 0.1; *2, 5, 6* — 0.03; *3* — 0.2; *4* — 0.05 мм.

эпидерму базальной части интегумента, тогда как производные клеток средних слоев — 2 центральных слоя в базальной части и эпидермальные слои в апикальной части интегумента. В результате этого внутренний интегумент на ранних стадиях развития является 4-слойным в базальной части и 2-слойным в апикальной (рис. 1, *7*). В дальнейшем в клетках эпидермы апикальной части интегумента происходят деления, приводящие к формированию оперкулума (рис. 2, *2*). В течение некоторого времени на начальных стадиях мегаспорогенеза внутренний интегумент более развит (4-слойный) на апикальном и базальном концах, а средняя часть остается 2-слойной (рис. 2, *4*). Однако вскоре это соотношение изменяется за счет делений клеток эпидермы в средней части. Затем деления происходят и во всех слоях интегумента. В сформированном семязачатке внутренний интегумент на всем своем протяжении становится 5-слойным и лишь в апикальной части он образован 5—7 слоями клеток оперкулума.

Наружный интегумент формируется за счет эпидермальных и субэпидермальных инициалей (рис. 1, *4*), которые делятся сначала периклинально, а затем антиклинально. Производные субэпидермальных инициалей располагаются в 1—2 слоя, а производные эпидермальных инициалей — в 3—4 слоя (рис. 1, *5, 6*). В дальнейшем за счет

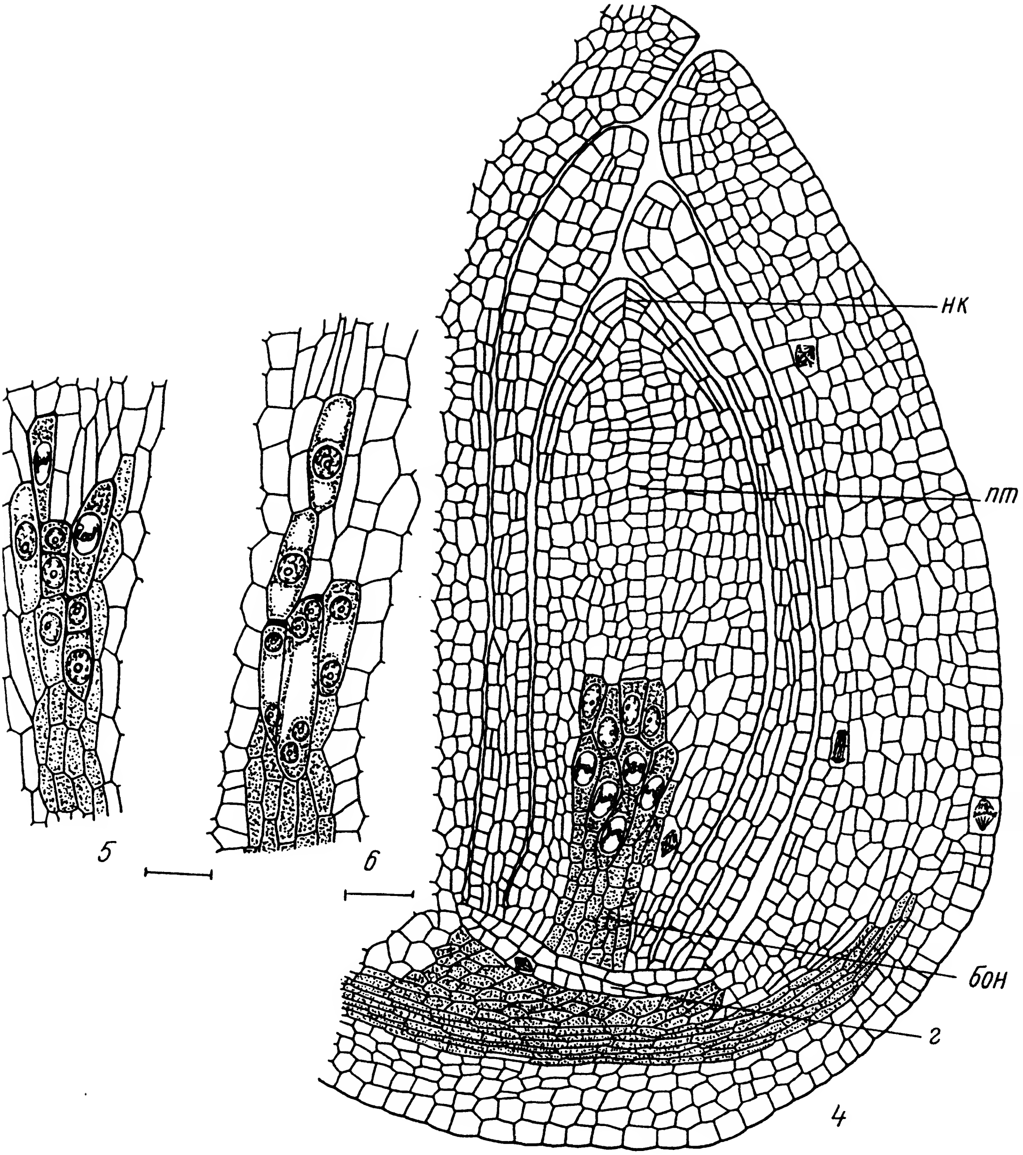


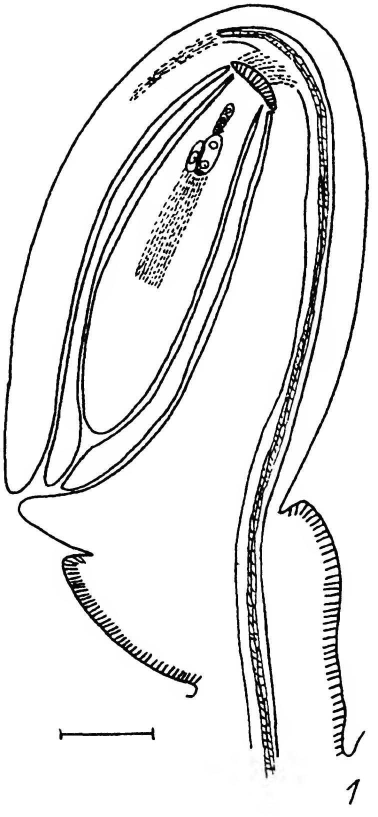
Рис. 2 (*продолжение*).

субэпидермальных инициалей образуются внутренние слои (паренхима) средней и базальной части интегумента, а за счет эпидермальных инициалей формируются эпидермальные слои и апикальная часть наружного интегумента (рис. 1, *7*). Наружный интегумент по сравнению с внутренним более мощный, он состоит в сформированном семязачатке из 10—12 слоев в апикальной части и 17—20 слоев в базальной части (рис. 3, *6, 7*). Массивность наружного интегумента создается за счет периклинальных делений как внутренних, так и наружных эпидермальных (особенно в апикальной части интегумента) слоев (рис. 1, *7*; 2, *4*; 3, *6, 7*).

Известно, что интегументальный тапетум характерен для тенуинуцеллятных семязачатков. Интересной особенностью строения крассинуцеллятного семязачатка *P. lactiflora* является образование интегументального тапетума. Он дифференцируется на заключительных этапах развития зародышевого мешка из клеток внутренней

Рис. 3. Семязачаток во время формирования зародышевых мешков.

1—4 — видны отставшие в развитии мегаспороциты и инициальные клетки диплоспорических зародышевых мешков (*1, 3* — схемы семязачатков, фрагменты которых представлены на *2* и *4* соответственно), дифференциация латеральной части подиума и обтуратора на плацентарном выросте, клетки париетальной ткани становятся удлиненными и густоплазменными; *5—7* — семязачаток перед оплодотворением (*5* — схема семязачатка, фрагменты которого представлены на *6* и *7*), видны подиум, постамент и интегументальный тапетум, париетальная ткань почти полностью разрушена; *6а* — яйцевой аппарат; *6б* — интегументальный тапетум и нуцеллус. *ипд* — инициали подиума, *ит* — интегументальный тапетум, *пд* — подиум, *плв* — плацентарный вырост, *пло* — плацентарный обтуратор, *пс* — постамент. Масштабная линейка: *1* — 0.2; *2, 4, 6а, 6б* — 0.03; *3, 5* — 0.3; *6, 7* — 0.05 мм.



эпидермы внутреннего интегумента. Его верхняя граница находится на уровне вторичного ядра центральной клетки, а нижняя — не доходит до основания интегумента (рис. 3, *6, 7*). Интегументальный тапетум представлен радиально вытянутыми клетками с плотной цитоплазмой и удлиненными ядрами (рис. 3, *6б*). Он характеризуется непродолжительным периодом существования. Максимум его функциональной активности приходится на период зиготогенеза, когда в семязачатке происходят активные процессы деструкции клеток в микропилярной зоне нуцеллуса (рис. 4, *2, 2а, 3*). В дальнейшем клетки интегументального тапетума сильно вытягиваются и практически перестают отличаться от других клеток внутреннего интегумента.

Семенная кожура у *P. lactiflora* образована преимущественно производными наружного интегумента. В период раннего эмбриогенеза во внутреннем интегументе одновременно происходят два процесса: разрушение клеток в средней части и увеличение числа слоев клеток в базальной части (от 5 до 7—8 слоев) (рис. 5, *3*). В дальнейшем внутренний интегумент разрушается почти полностью, за исключением апикальной части, где формируется оперкулум. В наружном интегументе после оплодотворения число слоев увеличивается до 13—16 в апикальной части и 27—30 слоев в базальной части. В его клетках (кроме клеток эпидермы) накапливается крахмал (рис. 5, *4, 5*). Наружная эпидерма и субэпидерма наружного интегумента состоят из клеток палисадной формы (рис. 5, *4, 5*). В процессе созревания семени в клетках наружной эпидермы, преобразующейся в экзотесту, аккумулируются танины. В клетках субэпидермального слоя, трансформирующегося в механический слой тесты, утолщаются радиальные и внутренние тангенциальные стенки (рис. 5, *7*). Клетки внутренней эпидермы наружного интегумента постепенно разрушаются и вместе с остатками клеток внутреннего интегумента располагаются по периферии эндосперма. Разрушается и часть внутренних клеток мезотесты, которая в зрелом семени представлена 8—10 слоями в апикальной части и 13—15 слоями в базальной части.

Гипостаза возникает в основании формирующегося нуцеллуса и внутреннего интегумента и представлена одним слоем изодиаметрических клеток (рис. 1, *5*). Клетки гипостазы имеют разное происхождение: латеральные являются производными субэпидермального слоя, а центральные — третьего слоя плаценты. В период мегаспорогенеза гипостаза становится 2-слойной (рис. 2, *2*), а затем 3-слойной (рис. 3, *2*). Ее клетки приобретают таблитчатый вид. В сформированном семязачатке

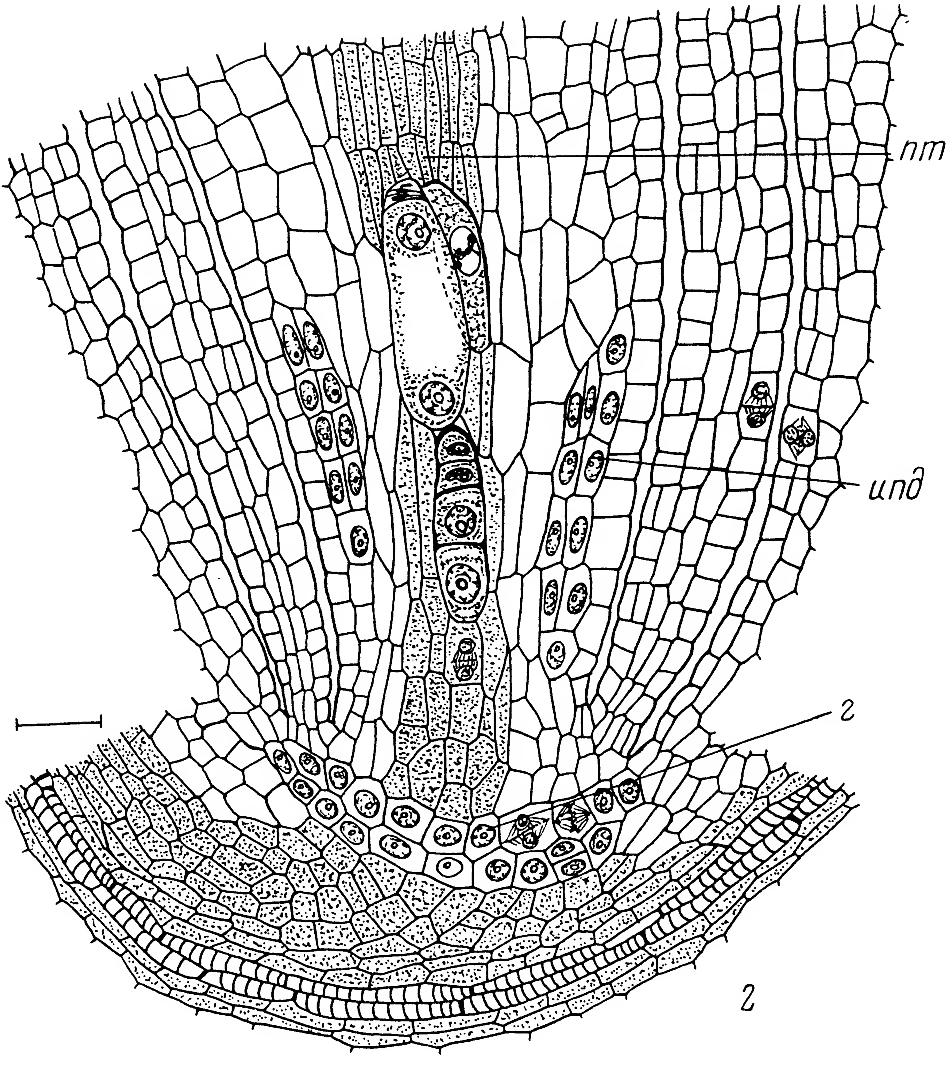


Рис. 3 (*продолжение*).

они тонкостенные (рис. 3, *7*). После оплодотворения клеточные стенки гипостазы утолщаются (рис. 4, *3*) и в период раннего эмбриогенеза лигнифицируются, а в вакуолях аккумулируются танины (рис. 5, *3*). В зрелом семени гипостаза сохраняется (рис. 5, *6*).

Халаза хорошо развита, представлена 10—12 слоями клеток (рис. 3, *7*). В зрелом семени клетки эпидермы халазы заполнены танинами. Субэпидермальный слой преобразуется в механический (рис. 5, *6*).

Семязачаток *P. lactiflora* сессильный, т. е. прикрепляется к плаценте базальной частью рафе (Шамров, 1994б). Собственно фуникулус почти не выражен. Фуникулярная область рафе несколько короче, чем интегументальная. Как уже было указано выше, семязачатки возникают на выступающих плацентах (плацентарных выростах). В процессе развития одновременно с поворотом семязачатка происходит разрастание плацентарного выроста (рис. 1, *7*). Последний становится хорошо отличимым от тканей рафе семязачатка за счет удлинения эпидермальных клеток (рис. 2, *1, 3*). Перед оплодотворением эти клетки функционируют как плацентарный обтуратор. В клетках и на их поверхности обнаружены полисахариды. Семязачаток в

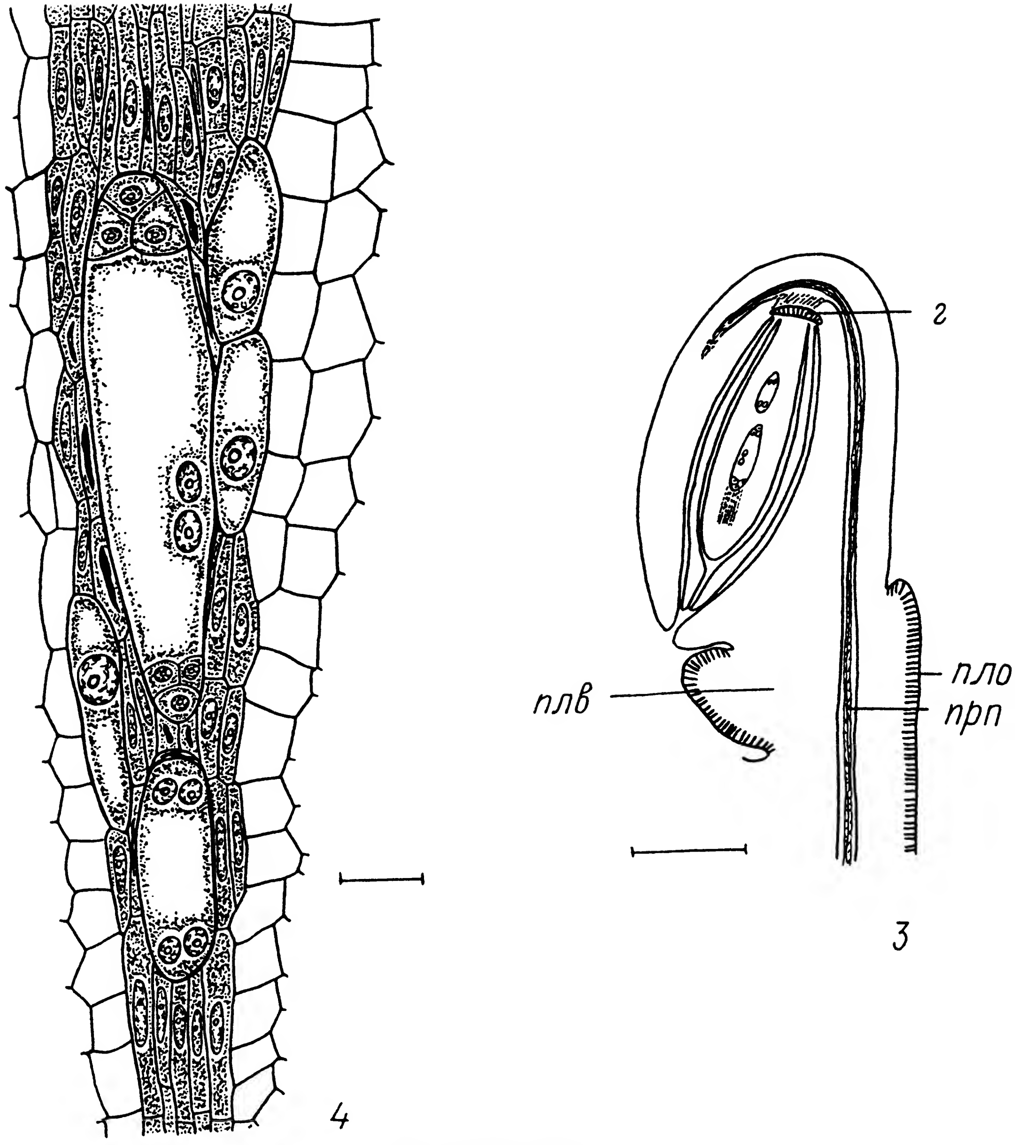


Рис. 3 (*продолжение*).

процессе развития не до конца «поворачивается» в анатропное положение вследствие того, что фуникулярная область рафе более короткая, а основание рафе, с помощью которого семязачаток прикрепляется к плацентарному выросту, довольно широкое (рис. 2, *3*; 3, *1*, *3*, *5*).

Проводящий пучок из плацентарного выроста проходит по фуникулярной области рафе. В халазе он разветвляется, при этом одна его ветвь подходит к клеткам гипостазы, а другая продолжается в наружный интегумент и заканчивается на уровне постамента. Во время мегаспорогенеза (рис. 2, *4*) в фуникулярном проводящем пучке дифференцируются элементы ксилемы и флоэмы. К клеткам гипостазы подходит сначала лишь тяж прокамбия (рис. 3, *5*, *7*). Дифференциация проводящего пучка, идущего к гипостазе, происходит позже — во время раннего эмбриогенеза (рис. 5,

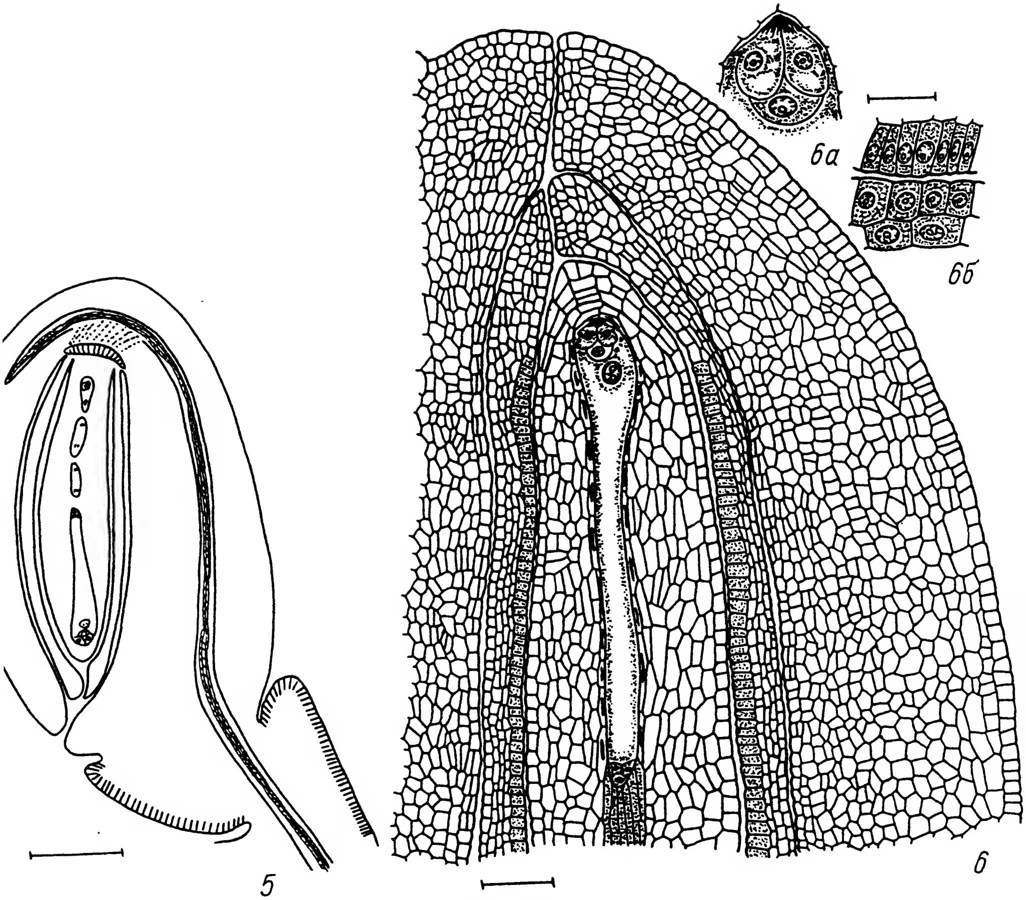


Рис. 3 (*продолжение*).

3). В зрелом семени в рафе обнаруживаются лишь отдельные элементы проводящего пучка (рис. 5, *6*).

Мегаспорогенез и развитие зародышевого мешка

Археспорий многоклеточный. В субэпидерме формирующегося нуцеллуса дифференцируются 4—5 клеток (рис. 1, *3*). Затем археспориальные клетки делятся периклинально на спорогенные и париетальные (рис. 1, *4*). Спорогенные клетки в свою очередь также делятся несколько раз, в результате чего формируется спорогенный комплекс из 20—25 клеток (рис. 1, *5—7*). После завершения делений спорогенные клетки преобразуются в мегаспороциты.

У *P. lactiflora* не все возникшие мегаспороциты проходят мейоз до конца. Различные стадии мегаспорогенеза (образование диад клеток и тетрад мегаспор) наблюдаются только в мегаспороцитах халазальной части спорогенного комплекса (рис. 2, *2, 4—6*; 3, *2*). Мегаспороциты в микропилярной части остаются на стадии профазы I, при этом некоторые из них дегенерируют в процессе развития. Другие мегаспороциты в виде крупных клеток с большим ядром обнаруживаются в течение длительного времени вблизи развивающихся диад, тетрад и зародышевых мешков. Расположением ядер в центре клеток и наличием крупных вакуолей на полюсах они напоминают функционирующие мегаспоры перед делением (рис. 2, *5, 6*; 3, *2, 4*).

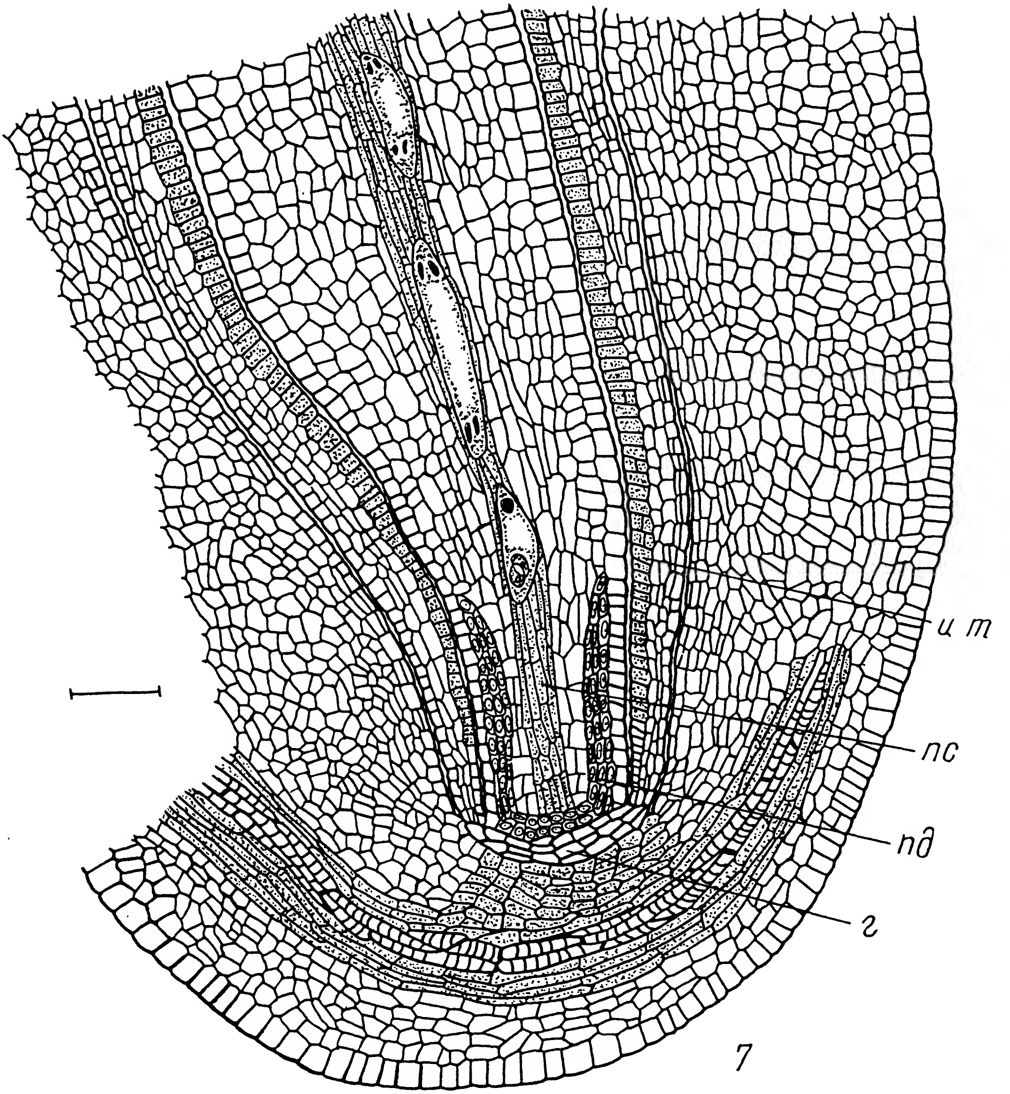


Рис. 3 (*продолжение*).

Таким образом, у *P. lactiflora* мы имеем дело с явлением диплоспории, или генеративной апоспории. Следует отметить, что именно в микропилярной части спорогенного комплекса наблюдаются зародышевые мешки без каких-либо признаков дегенерирующих мегаспор тетрады. Возможно, что некоторые из таких зародышевых мешков достигают зрелого состояния. Для окончательного решения этого вопроса необходимо определение набора хромосом.

Лишь с определенной долей вероятности мы можем говорить и о типе развития зародышевого мешка, так как на поздних стадиях трудно определить, из каких мегаспороцитов возникают зародышевые мешки. Зародышевые мешки проходят в своем развитии 2- и 4-ядерные стадии (рис. 3, *2, 4*). В сформированном семязачатке обнаруживается от 1 до 4 зародышевых мешков (рис. 3, *5, 7*), но зрелого состояния достигает, как правило, один. Зрелый зародышевый мешок состоит из яйцеклетки, двух синергид с нитчатым аппаратом, 3 антипод и центральной клетки с объединившимися полярными ядрами (рис. 3, *6, 6а*).

По развитию зародыша и эндосперма специальных исследований не проводили.

Аномалии в развитии семязачатка

Как уже отмечалось, у *P. lactiflora* в завязи каждого плодолистика возникают 15—20 семязачатков. Однако число образующихся семян значительно меньше и составляет в среднем 5—6 на один плод.

До стадии сформированного зародышевого мешка развивающиеся семязачатки не различаются между собой. Однако еще до оплодотворения наряду с нормальными начинают выявляться семязачатки с различного рода аномалиями. Аномалии проявляются в следующем: 1) в разрастании интегументального тапетума, который в средней части семязачатка становится 2—3-слойным (рис. 6, *2, 3*); 2) в разрастании апикальной части внутреннего интегумента (рис. 6, *1, 2*) — в нормальных семязачатках микропиле образовано обоими интегументами, при этом наружный интегумент располагается над внутренним; в аномальных семязачатках микропиле образовано только внутренним интегументом, который оказывается намного длиннее наружного; 3) в преждевременной дегенерации нуцеллуса в микропилярной и средней частях семязачатка (рис. 6, *2, 3*) — в нормальных семязачатках такое состояние нуцеллуса наблюдается на стадии формирования ценоцитно-клеточной структуры проэмбрио; 4) в изменении формы клеток плацентарного обтуратора — в нормальных семязачатках клетки сильно вытянуты в радиальном направлении и секретируют на поверхность слизь полисахаридной природы; в аномальных семязачатках клетки обтуратора меньших размеров, с пикнотическими ядрами (рис. 6, *5, 5а*), а полисахариды накапливаются в цитоплазме в виде глобул; 5) в преждевременном накоплении танинов в клетках наружной эпидермы наружного интегумента (рис. 6, *1, 2*) — в нормальных семязачатках их отложение начинается в период зиготогенеза на стадии 16—20 ядер эндосперма.

В дальнейшем семязачатки с аномалиями не развиваются, что позволяет использовать выявленные признаки как маркеры для диагностики аберрантных семязачатков еще до оплодотворения. Следует отметить, что в расположении фертильных и аберрантных семязачатков по длине плодолистика существует определенная закономерность: в среднем каждые 2 фертильных семязачатка чередуются с 2—4 аберрантными семязачатками.

Пыльцевые трубки в зародышевые мешки аберрантных семязачатков, как правило, не входят. Клетки этих зародышевых мешков часто подвергаются деструкции. Отмечен ряд случаев, когда в зародышевом мешке дегенерировали лишь центральная клетка с полярными ядрами и антиподы. Синергиды при этом имели нормальное строение и характеризовались хорошо дифференцированным нитчатым аппаратом. Кроме синергид в зародышевых мешках присутствовала яйцеклетка без признаков дегенерации (рис. 6, *8*) либо зародыш на ранней стадии развития, возникший, вероятно, в результате партеногенеза, — ценоцитный (2 ядра) или клеточный (3 клетки) проэмбрио (рис. 6, *7, 9*). В некоторых зародышевых мешках одна из синергид делилась (рис. 6, *8*). Иногда в зародышевом мешке антиподы сохранялись, полярные ядра центральной клетки не проявляли признаков дегенерации, однако синергиды уже отсутствовали и в микропилярной части зародышевого мешка имелся проэмбрио на стадии 2-ядерного ценоцита (рис. 6, *10, 11*). Среди аберрантных семязачатков встречались и такие, в которых сильно разросшийся нуцеллярный колпачок выходил за пределы микропиле (рис. 6, *6а*), при этом клетки зародышевого мешка находились в состоянии деструкции, а в семязачатке имелся зародыш (возникший, вероятно, из клеток сохраняющейся париетальной ткани) (рис. 6, *6*).

Обсуждение

Начальные стадии развития семязачатка и динамика его структур у представителей сем. *Paeoniaceae* ранее были почти не изучены. Наше исследование показало, что примордий семязачатка у *P. lactiflora* формируется преимущественно за счет пери-

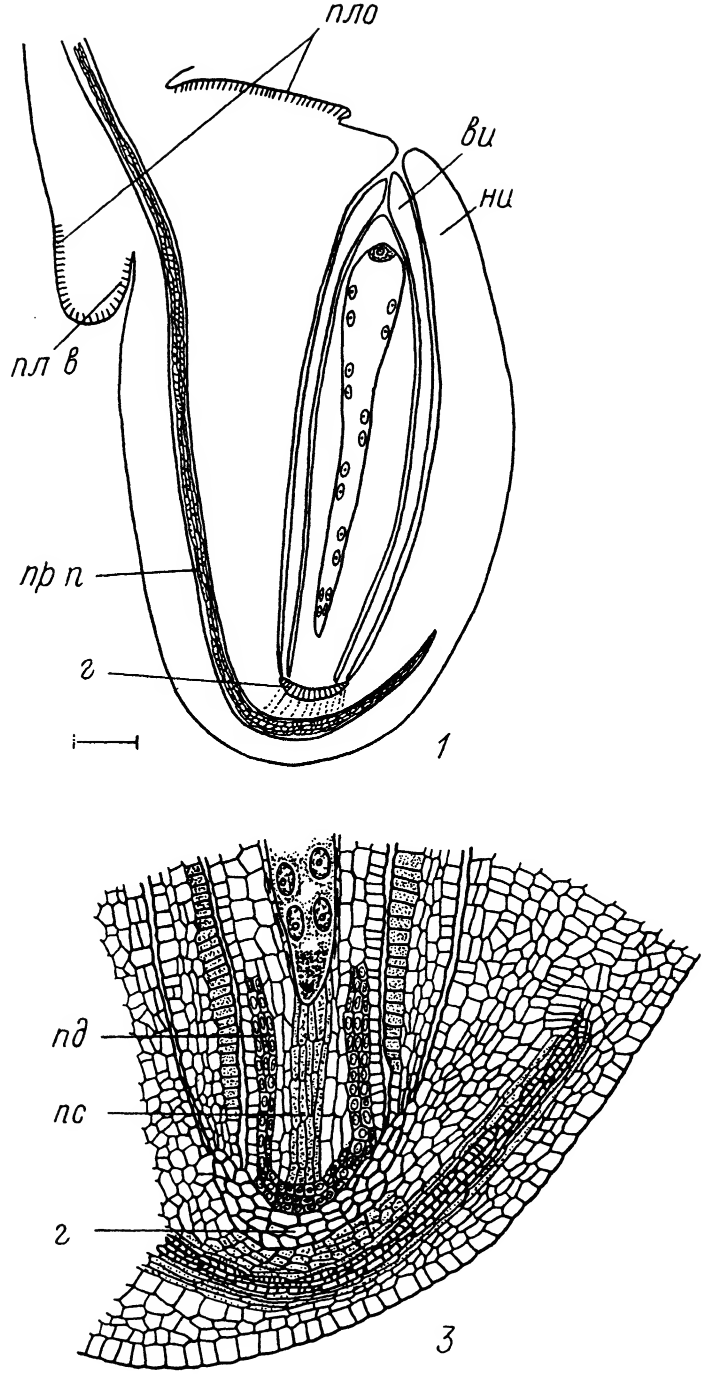


Рис. 4. Семязачаток на стадии зиготы.

1 — схема семязачатка; *2*, *3* — микропилярная (*2*) и халазальная (*3*) части семязачатка, начало разрушения клеток нуцеллуса в микропилярной и средней зонах и отложение танина в клетках наружной эпидермы наружного интегумента; *2а* — клетки интегументального тапетума и нуцеллуса в средней части семязачатка. *кт* — клетки с танинами, *оп* — оперкулум, *энд* — эндосперм. Остальные обозначения те же, что и на рис. 1—3. Масштабная линейка: *1* — 0.3, *2* — 0.1, *2а* — 0.02 мм.

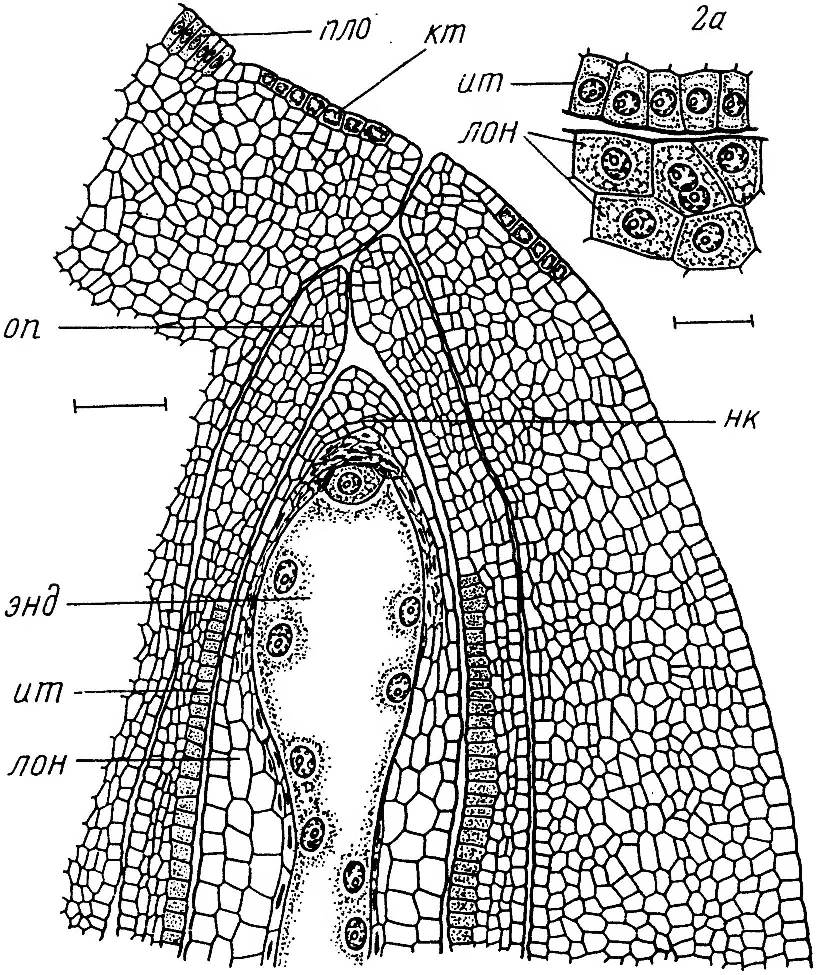


Рис. 4 (*продолжение*).

клинальных делений клеток субэпидермы, а также периклинальных и антиклинальных делений клеток нижележащих слоев плаценты. Производные субэпидермального слоя плаценты образуют в дальнейшем бóльшую часть семязачатка, тогда как производные нижележащих слоев плаценты формируют центральную область гипостазы и тяж прокамбиальных клеток, с помощью которого осуществляется связь семязачатка с проводящей системой стенки завязи.

Сформированный семязачаток пиона крассинуцеллятный. В нуцеллусе дифференцируются нуцеллярный колпачок, париетальная ткань, подиум и постамент. Образование подиума и постамента ранее не отмечалось. Генезис париетальной ткани прослежен нами впервые. По мнению одних авторов (Camp, Hubbard, 1963), нуцеллус подвергается деструкции в период оплодотворения, по мнению других (Яковлев, Иоффе, 1957, 1961; Yakovlev, Yoffe, 1957), он разрушается полностью сразу же после оплодотворения. У изученного нами *P. lactiflora* до оплодотворения почти полностью разрушается только париетальная ткань и отдельные клетки латеральной области нуцеллуса вокруг зародышевого мешка. Во время зиготогенеза дегенерируют клетки в микропилярной зоне нуцеллуса, и к стадии формирования ценоцитно-клеточной структуры проэмбрио они исчезают в средней зоне и начинают разрушаться в халазальной зоне нуцеллуса. В зрелом семени нуцеллус отсутствует.

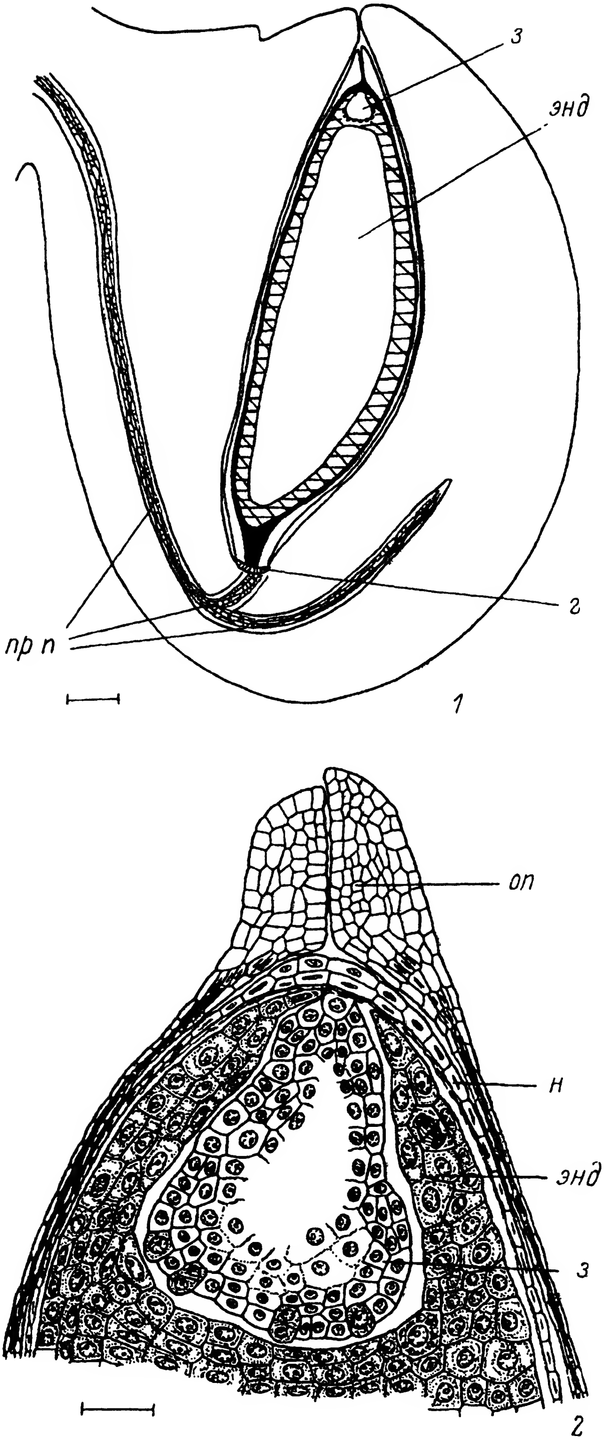


Рис. 5. Семя на поздних стадиях развития.

1 — схема семени в период формирования ценоцитно-клеточной структуры; *2*, *3* — микропилярная (*2*) и халазальная (*3*) части семени, клетки нуцеллуса в микропилярной и средней зонах почти полностью разрушились и видна дегенерац

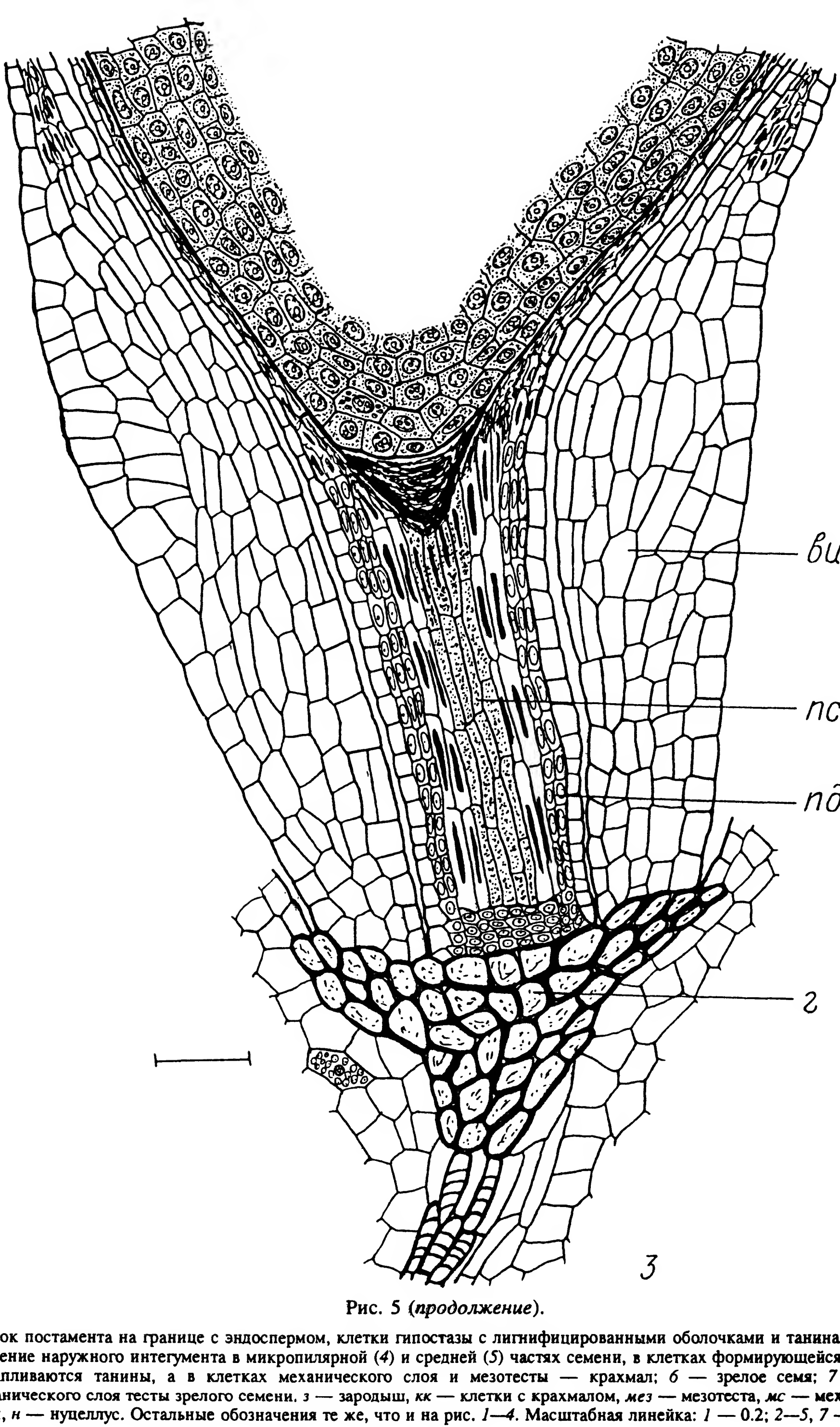


Рис. 5 (*продолжение*).

клеток постамента на границе с эндоспермом, клетки гипостазы с лигнифицированными оболочками и танинами; *4*, *5* — строение наружного интегумента в микропилярной (*4*) и средней (*5*) частях семени, в клетках формирующейся экзотесты накапливаются танины, а в клетках механического слоя и мезотесты — крахмал; *6* — зрелое семя; *7* — клетка механического слоя тесты зрелого семени. *з* — зародыш, *кк* — клетки с крахмалом, *мез* — мезотеста, *мс* — механический слой, *н* — нуцеллус. Остальные обозначения те же, что и на рис. *1*—*4*. Масштабная линейка: *1* — 0.2; *2*—*5*, *7* — 0.1; *6* — 2 мм.

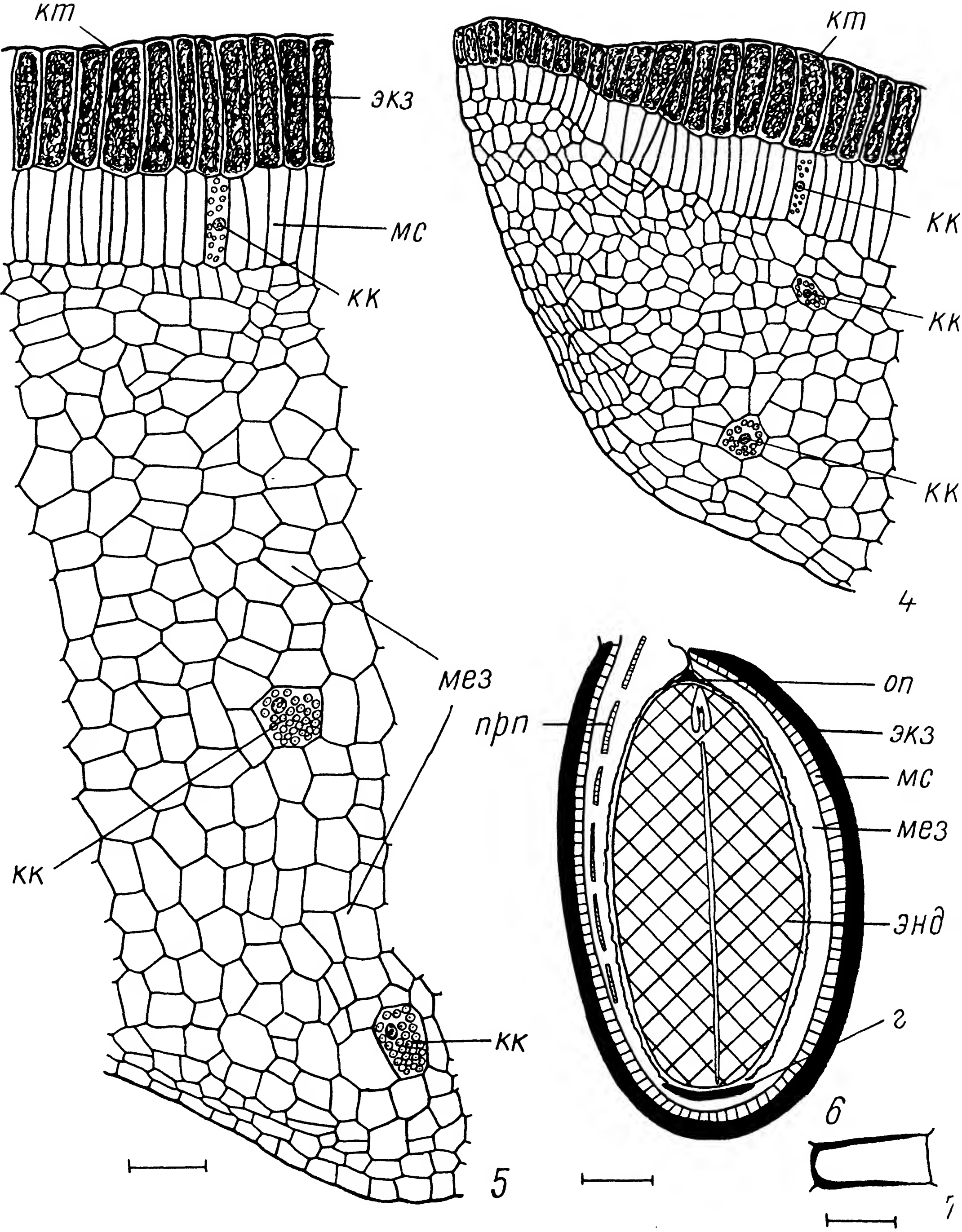


Рис. 5 (*продолжение*).

Семязачаток пионов битегмальный. Происхождение интегументов до сих пор оставалось неясным. Лишь в работе М. С. Яковлева и М. Д. Иоффе (1960) указывается на последовательность в их дифференциации: сначала дифференцируется внутренний, а затем наружный интегумент. По нашим данным, у *P. lactiflora* внутренний интегумент возникает за счет эпидермальных инициалей, а наружный интегумент — за счет эпидермальных и субэпидермальных инициалей. Внутренний интегумент в процессе развития разрушается и в зрелом семени сохраняется его апикальная часть — оперкулум. Семенная кожура формируется преимущественно за счет наружного интегумента, что отмечалось и ранее (Netolitzky, 1926; Яковлев, Иоффе, 1965; Tiagi, 1970; Федотова, 1988). Внутренняя эпидерма внутреннего интегумента у *P. lactiflora* дифференцируется в интегументальный тапетум. Хотя его присутствие в семязачатке пионов ранее не отмечали, однако, судя по иллюстрациям в ряде работ (Яковлев, Иоффе, 1957; Yakovlev, Yoffe, 1957), он характерен также для *P. anomala* L. и *P. wittmanniana* Hartwiss ex Lindl.

В семязачатке пионов дифференцируется гипостаза. Ее клетки имеют утолщенные оболочки и заполнены танинами. Ранее такое строение клеток гипостазы обнаруживали лишь после оплодотворения (Murgai, 1962; Camp, Hubbard, 1963). Нами был прослежен генезис гипостазы в семязачатке *P. lactiflora.* Она дифференцируется уже на стадии спорогенных клеток и представлена в сформированном семязачатке 3 слоями тонкостенных клеток в основании нуцеллуса и внутреннего интегумента. Во время раннего эмбриогенеза клеточные оболочки лигнифицируются, а содержимое клеток гипостазы постепенно заполняется танинами.

Халаза занимает сравнительно небольшую часть семязачатка и семени, и мы предлагаем ее классифицировать как мезохалазу (от греч. *mezos* — середина) (типикохалаза, по: Шамров, 1994а, в) в противовес к пахи- (массивной) и лептохалазе (представленной лишь группой клеток) (Шамров, 1994а, в).

Согласно литературным данным (Netolitzky, 1926; Яковлев, Иоффе, 1957, 1960; Camp, Hubbard, 1963), у пионов имеется ариллус фуникулярного происхождения. Однако данные, полученные нами, свидетельствуют о том, что структурой, принятой за фуникулярный ариллус, является плацентарный вырост. Сходное мнение высказывалось и ранее (Eames, 1961; Murgai, 1962). Эти авторы считали вырост в основании семязачатка за выступающую плаценту. Собственно фуникулус в семязачатке пионов почти не выражен. Плацентарный вырост четко отличается от тканей семязачатка. Клетки эпидермы рано специализируются и функционируют как плацентарный обтуратор перед оплодотворением.

Проводящая система семязачатка пионов хорошо развита. Полученные нами результаты в целом согласуются с литературными данными. Проводящий пучок из плацентарного выроста проходит по фуникулярной области рафе. В халазе он разветвляется, и одна ветвь продолжается в наружный интегумент, а вторая — идет к гипостазе (Camp, Hubbard, 1963; Corner, 1976).

Наиболее отличительной чертой семязачатка *Paeonia* являются дифференциация многоклеточного археспория и формирование на его основе многоклеточного спорогенного комплекса. Однако начальные стадии формирования спорогенного комплекса до сих пор не были изучены. Большинство исследователей (Яковлев, Иоффе, 1960, 1965; Walters, 1962; Жгенти, 1974) отмечают асинхронность в развитии мегаспороцитов и дегенерацию значительной их части в процессе развития. Нам удалось выявить ряд особенностей процесса мегаспорогенеза и развития зародышевого мешка. Мейоз начинается и в дальнейшем осуществляется в мегаспороцитах халазальной части спорогенного комплекса. Мегаспороциты в микропилярной части спорогенного комплекса остаются в состоянии профазы I. Одна часть их затем разрушается, а другая — сохраняется и преобразуется в инициальные клетки диплоспорических зародышевых мешков. Такие зародышевые мешки постоянно обнаруживаются вблизи развивающихся тетрад мегаспор. В сформированном семязачатке в некоторых случаях мы наблюдали до 4 зародышевых мешков, однако только один, ближайший к микропиле, имел нормальное строение.

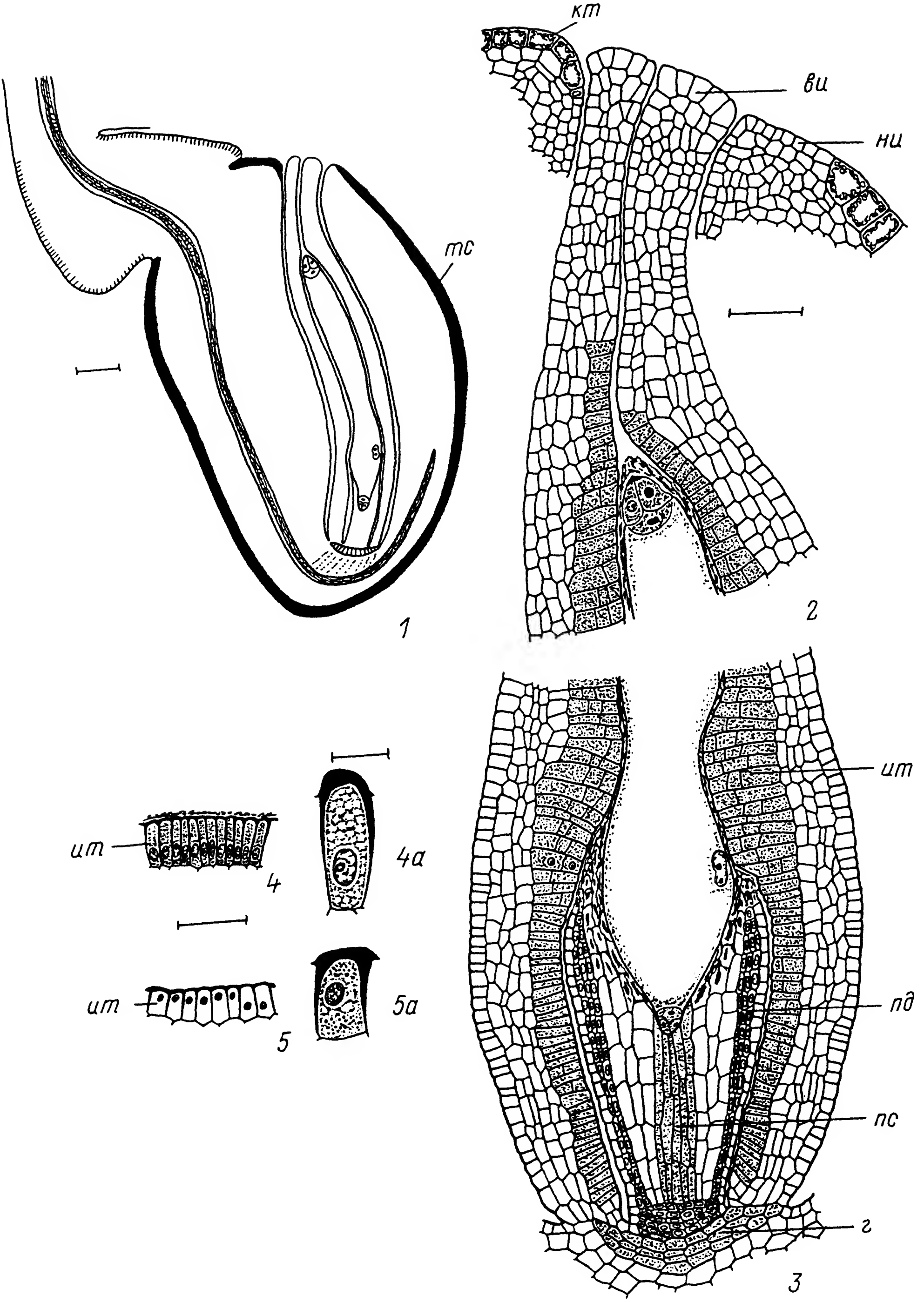


Рис. 6. Аномалии в развитии семязачатка.

1—3 — семязачаток перед оплодотворением (1 — схема; 2, 3 — микропилярная (2) и халазальная (3) части семязачатка): почти полное разрушение клеток микропилярной и средней зон нуцеллуса, разрастание клеток интегументального тапетума, преждевременное отложение танинов в клетках наружной эпидермы наружного интегумента; 4, 4а, 5, 5а — строение клеток интегументального тапетума в нормальном (4, 4а) и аберрантном (5, 5а) семязачатке; 6, 6а — схема микропилярной части

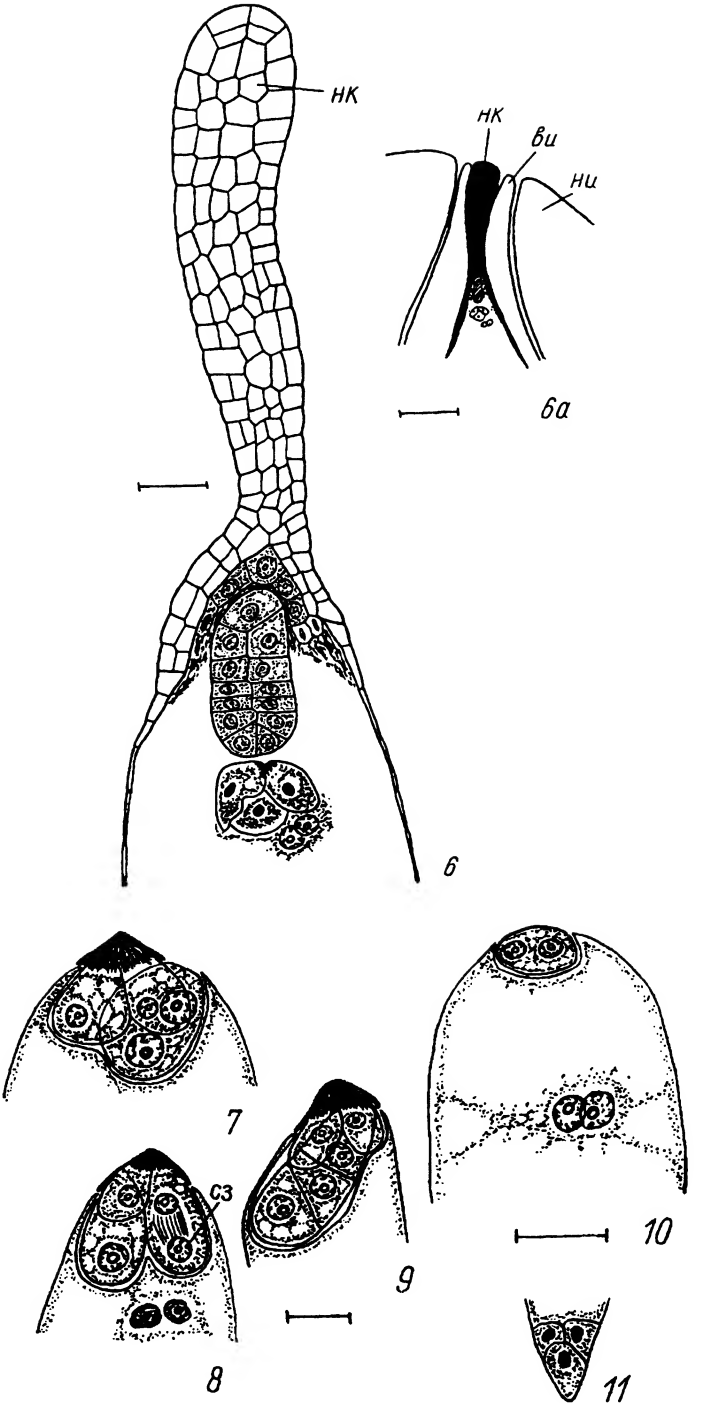


Рис 6. (*продолжение*).

семязачатка (*6а*) с разросшимся нуцеллярным колпачком и формирующимся нуцеллярным зародышем (*6*); *7—9* — сохраняющиеся синергиды и яйцеклетка и образование ценоцитного синергидного (*8*) и клеточного партеногенетического (*7, 9*) зародышей; *10, 11* — сохраняющиеся центральная клетка (полярные ядра еще не объединились) (*10*) и антиподы (*11*) и развитие 2-ядерного проэмбрио из яйцеклетки. *сз* — синергидный зародыш, *тс* — таниносодержащий слой. Остальные обозначения те же, что и на рис. *1—5*. Масштабная линейка: *1* — 0.3; *2—5, 6а* — 0.1; *4а, 5а, 7—9* — 0.02; *6* — 0.03; *10, 11* — 0.05 мм.

У *P. lactiflora* еще до оплодотворения можно диагностировать стерильные семязачатки, которые характеризуются наличием комплекса аномалий в развитии различных структур (Шамров, 1995). В аберрантных семязачатках могут сохраняться отдельные клетки зародышевого мешка, при этом как яйцеклетка, так и синергиды проявляют способность к апомиксису (партеногенез, синергидная апогаметия). В случае партеногенеза возникающий проэмбрио может быть как ценоцитным, так и клеточным образованием. Обнаружена также способность к нуцеллярной эмбрионии из клеток париетальной ткани; зародыш развивается как клеточное образование. Длительное существование синергид после оплодотворения и наличие партеногенеза и синергидной апогаметии были отмечены также и для многих других видов сем. *Paeoniaceae* (Cave et al., 1961; Жгенти, 1978).

Относительно причин, вызывающих дегенерацию семязачатков, существует три точки зрения. Согласно первой, дегенерация является результатом стрессов и часто обусловлена генетически (Sheridan, Neuffer, 1982; Meinke, 1982; Bingham, Hawkins-Pfeiffer, 1984; Felker et al., 1985, и др.). Согласно второй, она обусловлена характером поступления веществ в семязачаток (Ganeshaiah, Uma, 1992). И наконец, третья точка зрения заключается в том, что абортивность семязачатков связана с конкурентным развитием гамет, участвующих в оплодотворении (O'Donnell, Bawa, 1993). У пиона явление стерилизации семязачатков ранее объясняли несбалансированностью воспроизводящей системы (Яковлев, Иоффе, 1965; Жгенти, 1974). Мы считаем, что первопричиной стерилизации семязачатков является эффект гибридизации, возможно, имевшей место в эволюционном становлении пионов. Известно, что интрогрессивной гибридизации, как одному из путей формообразования, придается большое значение при рассмотрении вопросов эволюции различных таксонов (Gates, 1958; Бобров, 1980; Цвелев, 1992). Как отражение гибридного происхождения рассматриваются аномалии в развитии генеративных органов, в том числе и семязачатков, у некоторых видов рода *Medicago* (Орел и др., 1985). На гибридное происхождение одного из видов пиона, *P. majko* Ketzch., возникшего путем интрогрессивной гибридизации, указывается и в исследовании Л. П. Жгенти (1974). Возможно, о гибридизации свидетельствует также высокая стерильность пыльцы у ряда пионов, вызванная нарушениями мейоза (Walters, 1962).

У *P. lactiflora* эффект гибридизации при развитии семязачатков выражается прежде всего в изменении строения и соответственно функционирования различных структур семязачатка, что обычно имеет место при несовместимых скрещиваниях. Чаще всего в этом случае происходит пролиферация клеток интегументального тапетума, приводящая в дальнейшем к гибели гибридных зародышей (соматопластическая стерильность). В аберрантных семязачатках *P. lactiflora* наблюдается не только разрастание клеток интегументального тапетума, но и ряд изменений других структур, происходящих до оплодотворения. Влияние гибридизации на развитие семязачатков внутри одной завязи и его избирательность, по-видимому, различны и обусловлены, возможно, особенностями проводящей системы завязи и спецификой поступления метаболитов в каждый семязачаток.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Батыгина Т. Б., Бутенко Р. Г. Морфогенетические потенции зародыша покрытосемянных растений (на примере представителей рода *Paeonia* сем. *Paeoniaceae*) // Бот. журн. 1981. Т. 66. № 11. С. 1531—1548.

Бобров Е. Г. Об интрогрессивной гибридизации и ее значении в эволюции растений // Бот. журн. 1980. Т. 65. № 8. С. 1065—1070.

Дженсен У. А. Ботаническая гистохимия. М., 1965. 377 с.

Жгенти Л. П. Цито-эмбриология некоторых кавказских видов рода *Paeonia* L.: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Тбилиси, 1974. 48 с.

Жгенти Л. П. Апомиксис у видов рода *Paeonia* // Вестн. Груз. бот. о-ва АН ГССР. 1978. № 7. С. 113—126.

Камелина О. П., Проскурина О. В., Жинкина Н. А. К методике окраски эмбриологических препаратов // Бот. журн. 1992. Т. 77. № 4. С. 93—96.

Орел Л. И., Константинова Л. Н., Огородникова В. Ф. и др. Отбор растений люцерны с высокой плодовитостью завязей // Методические указания. Л., 1985. 35 с.

Федотова Т. А. Семейство *Paeoniaceae* // Сравнительная анатомия семян. Л., 1988. Т. 2. С. 195—207.

Шамров И. И. Семяпочка *Gentiana cruciata* (*Gentianaceae*): структурно-функциональные аспекты развития // Бот. журн. 1990. Т. 75. № 10. С. 1363—1379.

Шамров И. И. Семязачаток цветковых растений. Принципы организации и типизации: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. СПб., 1994а. 36 с.

Шамров И. И. Фуникулус // Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции. СПб., 1994б. Т. 1. С. 165—166.

Шамров И. И Халаза // Там же. 1994в. С. 163—165.

Шамров И. И. Аберрантность семязачатков у *Paeonia lactiflora*: диагностика и возможные причины // Матер. научн. конф. «Биологическое разнообразие. Интродукция растений». СПб., 1995. С. 61—62.

Шамров И. И., Анисимова Г. М. Морфогенез семяпочки *Luzula pedemontana* (*Juncaceae*): структурно-гистохимическое исследование // Бот. журн. 1993. Т. 78. № 4. С. 47—59.

Шамров И. И., Жинкина Н. А. Развитие семязачатка у *Azorina vidalii* (*Campanulaceae*) // Бот. журн. 1994. Т. 79. № 6. С. 19—34.

Шамров И. И., Никитичева З. И. Морфогенез семяпочки и семени у *Gymnadenia conopsea* (*Orchidaceae*): структурное и гистохимическое исследование // Бот. журн. 1992. Т. 77. № 4. С. 45—60.

Цвелев Н. Н. Гибридизация как один из факторов увеличения биологического разнообразия и геномный критерий родов у высших растений // Матер. конф. БИН РАН и ЗИН РАН «Биологическое разнообразие: подходы к изучению и сохранению» (Ленинград, 1990). СПб., 1992. С. 193—201.

Яковлев М. С. О единстве эмбриогенеза покрытосеменных и голосеменных растений // Тр. БИН АН СССР. Сер. 7. 1951. Вып. 2. С. 356—363.

Яковлев М. С., Иоффе М. Д. Особенности эмбриогенеза рода *Paeonia* // Бот. журн. 1957. Т. 42. № 10. С. 1491—1502.

Яковлев М. С., Иоффе М. Д. Мегаспорогенез у *Paeonia anomala* L. // Вопросы эволюции, биогеографии, генетики и селекции. М.; Л., 1960. С. 320—325.

Яковлев М. С., Иоффе М. Д. Дальнейшее исследование нового типа эмбриогенеза у покрытосеменных // Бот. журн. 1961. Т. 46. № 10. С. 1402—1421.

Яковлев М. С., Иоффе М. Д. Эмбриология некоторых представителей рода *Paeonia* // Морфология цветка и репродуктивный процесс у покрытосеменных растений. М.; Л., 1965. С. 140—176.

Bingham E. T., Hawkins-Pfeiffer J. Female sterility in alfalfa due to recessive trait retarding integument development // Heredity. 1984. Vol. 75. N 3. P. 231—233.

Brukhin V. B., Batygina T. B. Embryo culture and somatic embryogenesis in culture of *Paeonia anomala* // Phytomorphology. 1994. Vol. 44. N 3—4. P. 151—157.

Camp W. H., Hubbard M. M. Vascular supply and structure of the ovule and aril in peony and the aril in nutmeg // Amer. J. Bot. 1963. Vol. 50. N 2. P. 174—178.

Cave M. S., Arnott H. J., Cook S. A. Embryogeny in the California peonies, with reference to their taxonomic position // Amer. J. Bot. 1961. Vol. 48. N 5. P. 397—404.

Corner E. J. H. The seeds of dicotyledons. Cambridge; London; New York; Melbourne, 1976. Vol. 1. 311 p.; Vol. 2. 552 p.

Eames A. J. Morphology of the Angiosperms. New York; Toronto; London, 1961. 518 p.

Felker F. C., Peterson D. M., Nelson O. E. Anatomy of immature grains of eight material effect shrunken endosperm barley mutants // Amer. J. Bot. 1985. Vol. 72. P. 248—256.

Ganeshaiah K. N., Uma R. Frequency distribution of seed number per fruit in plants: a consequence of the self-organizing process? // Curr. Sci. 1992. Vol. 62. N 4. P. 359—365.

Gates R. R. Taxonomy and genetics of *Oenothera*. The Haaque, 1958. 115 p. (Monogr. Biol. N 7).

Meinke D. W. Embryo-lethal mutants of *Arabidopsis thaliana:* evidence for gametophytic expression of the mutant genes // Theor. Appl. Genet. 1982. Vol. 63. P. 381—386.

Murgai P. Embryology of *Paeonia* together with a discussion on its systematic position // Plant embryology. New Delhi, 1962. P. 215—222.

Netolitzky F. Die Anatomie der Angiospermen-Samen. Berlin, 1926. 364 S. (Handbuch. Pflanzenanat. Bd 10).

O'Donnel M. E., Bawa K. S. Gamete selection and seed abortion // Curr. Sci. 1993. Vol. 65. N 3. P. 214—219.

Shamrov I. I. The ovule of *Swertia iberica* (*Gentianaceae*): structural and functional aspects // Phytomorphology. 1991. Vol. 41. N 3-4. P. 213—229.

Sheridan W. F., Neuffer M. G. Maize development mutants, embryos unable to form leaf primordia // J. Heder. 1982. Vol. 73. P. 318—329.

Tiagi Y. D. Paeoniaceae // Bull. Indian Nat. Sci. Acad. 1970. N 41. P. 53—58.

Walters J. L. Megasporogenesis and gametophyte selection in *Paeonia californica* // Amer. J. Bot. 1962. Vol. 49. N 7. P. 787—794.

Yakovlev M. S., Yoffe M. D. On some peculiar features in the embryogeny of *Paeonia* // Phytomorphology. 1957. Vol. 7. N 1. P. 74—82.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 26 II 1996

SUMMARY

The ovule and seed development and the dynamics of their structures were investigated. The ovular primordium is initiated by the periclinal divisions of subepidermal cells and to a large extent by periclinal and anticlinal divisions of third-fourth layers of placenta. There after the outer derivatives of subepidermal cells become archesporial cells while the inner cells — the initials of the nucellus basal region. The cells of the subepidermal layer which do not divide periclinally are the initials of the lateral region of the nucellus. The hypostase is differentiated at the base of inner integument. The ovule is not typically anatropous (it occupies intermediate position between anatropous and hemitropous). The ovule is crassinucellate and bitegmic. The parietal tissue (apical region of the nucellus), nucellar cap, podium and postament are differentiated in the nucellus. The integuments arise simultaneously: the inner integument being of the epidermal origin while the outer one is formed due to dermal and subdermal initials. The inner integument is characterized by differentiation of integumentary the tapetum. The seed coat is formed preferably by the outer integument cells. The operculum is presented in the mature seed. The hypostase is 2—3-layered. Initially its cells have thin walls and subsequently, after fertilization, they become lignified and accumulate tannins. The funiculus proper is almost absent. There is the mesochalaza and placental obturator. A well-differentiated vascular bundle has many postchalazal strands — one of them comes to hypostase and other enters the outer integument.

The archesporium and sporogenous tissue are multicellear. The megasporocytes develop asynchronously. Meosis occurs in the chalazal megasporocytes. Micropylar megasporocytes remain in prophase I. Some of them are eventunally destroyed but other are transform into initial cells of diplosporic embryo sacs of different origin, but only one is usually normal. *Paeonia lactiflora* is characterized by the high degree of the ovule sterility. The aberrant ovules can be identified using just before fertilization complex of marker-features. Individual cells of the embryo sacs in the aberrant ovules can produce embryos through parthenogenesis, synergid apodamety and nucellar embryony (from parietal tissue).

УДК 581.1 : 581.52 (235.225)

© Б. Чойжамц

О ВОДНОМ РЕЖИМЕ РАСТЕНИЙ КАРАГАНОВОГО МЕЛКОДЕРНОВИННОЗЛАКОВО-ТЫРСОВОГО СООБЩЕСТВА ВОСТОЧНОГО ХАНГАЯ (МОНГОЛИЯ)

B. CHOIJAMTZ. ON WATER RELATIONS OF *CARAGANA*-GRASS COMMUNITY (EAST HANGAY, MONGOLIA)

Приведены данные по интенсивности транспирации, содержанию воды, дефициту водного насыщения ряда видов (*Caragana microphylla, C. stenophylla, Carex duriuscula, Cleistogenes squarrosa, Koeleria cristata, Leymus chinensis, Stipa krylovii, S. sibirica*) караганового мелкодерновиннозлаково-тырсового сообщества Восточного Хангая. На основании этих данных рассчитаны матрицы индексов экологического сходства видов. Обсуждается фитоценотический статус видов в связи с различными индексами функционирования показателей водного режима.

В настоящем сообщении анализируются данные по водному режиму ряда видов караганового мелкодерновиннозлаково-тырсового сообщества, полученные в течение нескольких полевых сезонов в сухой степи Восточного Хангая. Анализ проведен с помощью статистических методов, ранее не использовавшихся нами, что дает возможность по-новому обобщить результаты исследований. Ранее совместно собранный и обработанный материал опубликован Н. Н. Измайловой (1986).

Материал и методика

Исследования проводили в 1974—1978 гг. в карагановом мелкодерновиннозлаково-тырсовом сообществе. Сообщество расположено в равнинно-низкогорном сухостепном поясе и занимает юго-западный пологий склон увала на высоте 1400—1430 м над ур. м. Климат здесь теплый, сухой, резко континентальный. Коэффициент континентальности 0.90 (Береснева, 1986). Продолжительность вегетационного периода 155 дней.

Почва в данном местообитании каштановая, глубококарбонатная, песчаная. Корнеобитаемый слой 2 м. Почва зимой глубоко и сильно промерзает, летом хорошо прогревается. Имеет периодический кратковременно-промывной тип водного режима. Основным источником увлажнения служат атмосферные осадки. Средние запасы доступной влаги составляют около 50 мм (Максимович, 1986).

Карагановые мелкодерновиннозлаково-тырсовые сообщества являются основными в сухостепном поясе. Эти сообщества сложены ксерофильными злаками *Stipa krylovii* Roshev., *Cleistogenes squarrosa* (Trin.) Keng., *Agropyron cristatum* (L.) Beauv., *Koeleria cristata* (L.) Pers., *Carex duriuscula* C. A. Mey. и сухостепным разнотравьем *Trigonella ruthenica* L., *Cymbaria daurica* L., *Heteropappus hispidus* (Thunb.) Less., *Serratula centauroides* L., *Veronica incana* L., *Potentilla acaulis* L., *Artemisia adamsii* Bess., *Astragalus melilotoides* Pall. Большую фитоценотическую роль играет *Caragana microphylla* (Pall.) Lam. Здесь обильно растет *Leymus chinensis* (Trin.) Tzvel. В сообществе отмечено 55 видов высших растений, общее проективное покрытие которых составляет 52—65 % (Банникова, 1983).

Водный режим изучали у следующих видов сообщества: *Caragana microphylla*, *C. stenophylla* Pojark., *Carex duriuscula*, *Cleistogenes squarrosa*, *Koeleria cristata*, *Leymus chinensis*, *Stipa krylovii*, *S. sibirica* (L.) Lam.

Caragana microphylla — карагана мелколистная. Длиннокорневищный кустарник высотой 60—80 см. Корни растений проникают в глубь почвы до 150 см, но основная масса корней находится в слое почвы 50—70 см. Типично степной вид. Эуксерофит. Вегетировать начинает в мае, цветет в июне. Предпочитает песчаные и щебнистые местообитания.

Caragana stenophylla — карагана узколистная. Корневищный кустарник высотой 30—70 см. Основная масса корней находится на глубине 50—70 см. Отдельные корни достигают глубины 150 см. Ксерофит. Начало вегетации в середине мая, цветет в июле.

Carex duriuscula — осока твердоватая. Многолетнее длиннокорневищное невысокое (5—15 см) растение с тонкими шнуровидными подземными побегами, образующее небольшие дерновинки. Листья мелкие, сухие, щитовидно свернутые. Мезоксерофит. Отрастает в начале мая, цветет во второй половине мая—начале июня.

Cleistogenes squarrosa — змеевка растопыренная. Многолетний рыхлодерновинный злак высотой 15—20 см. Корневая система мочковатая, проникающая до глубины 50—60 см. Эуксерофит. Вегетировать начинает в середине мая, цветет во второй половине августа. Эдификатор степных сообществ.

Koeleria cristata — тонконог гребенчатый. Многолетний рыхлодерновинный злак высотой 5—25 см. Корневая система мочковатого типа, проникающая в глубину до 40—60 см. Эуксерофит. Вегетировать начинает в середине мая, цветет в июне.

Leymus chinensis — вострец китайский. Длиннокорневищный злак. Высота генеративных побегов 25—50, вегетативных — 20—40 см. Корневая система проникает до глубины 150 см. Галоксерофит. Вегетировать начинает в начале мая, цветет в июне.

Stipa krylovii — ковыль Крылова. Многолетний плотнодерновинный злак. Корни проникают до глубины 80 см, основная масса корней находится в слое почвы 50—60 см. Высота растений 50—60 см. Листья узкие, длинные, как правило, свернутые. Эуксерофит. Вегетировать начинает в конце мая, цветет в июле. Эдификатор сухих степей.

Stipa sibirica — ковыль сибирский. Многолетний плотнодерновинный злак высотой 80—100 см. Листья узкие, длинные, свернутые. Эуксерофит. Вегетировать начинает в начале мая, цветет в начале августа.

Изучали дневную (с 9 до 19 ч), сезонную (с июня по август) и погодичную динамику водного режима с 1974 по 1978 г. Исследованы интенсивность транспирации (ИТ) методом Л. А. Иванова с соавт. (1950), содержание воды (СВ) в растениях (весовым методом), дефицит водного насыщения (ДВН) (по: Catsky, 1962).

Данные обрабатывали с помощью стандартных статистических методов. Кроме того, для анализа рядов распределения показателей водного режима был применен квантильный анализ. Квантили порядка 0.1 ($q_{0.1}$) и 0.9 ($q_{0.9}$) (отсекающие по 10 % наименьших и наибольших значений) рассматриваются как типичные минимум и максимум признака. Квантили порядка 0.25 ($q_{0.25}$) и 0.75 ($q_{0.75}$) являются граничными для 50 % наблюдений и показывают пределы обычных изменений признака. Для сравнения видов по совокупности показателей был применен метод морфокинетического синтеза отношений пространственных и функциональных данных (Стефанов, 1974).

Результаты и обсуждение

В табл. 1 приведены средние за период наблюдений данные по ИТ и СВ в пересчете на сухую и на сырую массу листьев. Однако при анализе мы будем пользоваться данными только в пересчете на сухую массу.

Содержание воды. В работах, связанных с изучением эколого-физиологических особенностей растений, считается важным установить уровень водообеспеченности того или иного вида, на фоне которой протекают все процессы жизнедеятельности. Понятно, что значимость этого показателя особо возрастает в условиях недостаточного почвенного водоснабжения.

Наши измерения показали, что средняя величина содержания воды в листьях степных растений караганового мелкодерновиннозлаково-тырсового сообщества за все годы наблюдений составила 1.413 $г_{воды}/г_{сух. массы}$ (или 57.4 % от сырой массы) (табл. 1). Для степных растений эту величину можно считать сравнительно высокой.

ТАБЛИЦА 1

Интенсивность транспирации (ИТ), содержание воды в листьях (СВ), дефицит водного насыщения (ДВН) и сосущая сила (СС) у видов караганового мелкодерновиннозлаково-тырсового сообщества

Виды	СВ$_{\text{СВ}}$, г$_{\text{воды}}$/г$_{\text{сух.массы}}$			СВ, %			ИТ$_{\text{СВ}}$, г$_{\text{воды}}$/г$_{\text{сух.массы}}$ · ч			ИТ, г$_{\text{воды}}$/г$_{\text{сыр.массы}}$ · ч			ДВН, %			СС, атм		
	n	*x*	*Sx*	*n*	*x*	*Sx*	*n*	*x*	*Sx*	*n*	*x*	*Sx*	*n*	*x*	*Sx*	*n*	*x*	*Sx*
Caragana microphylla	216	1.761	0.478	216	62.7	6.3	203	2.388	1.316	214	0.857	0.459	171	15.1	8.1	16	20.4	5.3
C. stenophylla	186	1.448	0.432	186	58.0	6.8	170	2.015	1.066	176	0.816	0.426	185	23.2	10.6	8	17.6	3.9
Carex duriuscula	122	1.330	0.275	122	56.5	5.1	121	1.654	0.980	127	0.698	0.409	36	22.9	13.3			
Cleistogenes squarrosa	176	1.311	0.349	176	55.7	6.8	160	1.599	0.894	165	0.683	0.362	86	16.7	9.5	2	13.0	
Koeleria cristata	168	1.582	0.382	168	60.3	6.4	166	1.666	0.875	168	0.647	0.330	36	18.4	12.7	8	22.5	4.0
Leymus chinensis	225	1.481	0.256	225	59.3	4.3	202	1.244	0.778	206	0.500	0.295	188	16.3	7.7	10	19.7	6.2
Stipa krylovii	228	1.075	0.317	228	50.8	6.6	208	0.887	0.467	220	0.431	0.211	181	20.5	8.5	10	22.5	3.0
S. sibirica	133	1.261	0.258	133	55.2	4.9	131	0.967	0.533	133	0.428	0.226	127	21.7	9.7			
В целом	1454	1.413	0.414	1454	57.4	7.0	1361	1.559	1.033	1409	0.633	0.384	1010	19.1	9.8	54	20.3	5.0

Примечание. *n* — число измерений, *x* — средние, *Sx* — стандартное отклонение.

ТАБЛИЦА 2

Матрица индексов сходства (по: Джиллер, 1988) видов карагановою мелкодерновиннозлаково-тырсового сообщества по оводненности листьев

1	−0.644	−0.708	−0.860	−0.985	−1.407	−1.443	−1.690
0.644	***2***	−0.163	−0.260	−0.527	−0.856	−0.985	−1.301
0.708	0.163	***3***	−0.061	−0.349	−0.554	−0.740	−1.074
0.860	0.260	0.061	***4***	−0.326	−0.566	−0.756	−1.103
0.985	0.527	0.349	0.326	***5***	−0.091	−0.327	−0.685
1.407	0.856	0.554	0.566	0.091	***6***	−0.311	−0.729
1.443	0.985	0.740	0.756	0.327	0.311	***7***	−0.413
1.690	1.301	1.074	1.103	0.685	0.729	0.413	***8***

Примечание. *1 — Stipa krylovii, 2 — S. sibirica, 3 — Cleistogenes squarrosa, 4 — Carex duriuscula, 5 — Caragana stenophylla, 6 — Leymus chinensis, 7 — Koeleria cristata, 8 — Caragana microphylla.* Группы видов выделены жирной рамкой.

ТАБЛИЦА 3

Квантили содержания воды в листьях растений карагановою мелкодерновиннозлаково-тырсового сообщества в пересчете на сухую ($г_{воды}/г_{сух. массы}$) и сырую (%) массу

Виды	$q_{0.1}$	$q_{0.25}$	$q_{0.5}$	$q_{0.75}$	$q_{0.9}$	Амплитуда $q_{0.9} - q_{0.1}$
			Квантили СВ, $г_{воды}/г_{сух. массы}$			
Caragana microphylla	1.198	1.402	1.692	2.056	2.448	1.251
C. stenophylla	0.967	1.128	1.392	1.701	1.933	0.966
Carex duriuscula	0.988	1.160	1.331	1.495	1.642	0.654
Cleistogenes squarrosa	0.847	1.063	1.323	1.522	1.732	0.886
Koeleria cristata	1.065	1.347	1.625	1.835	2.015	0.950
Leymus chinensis	1.143	1.288	1.488	1.667	1.782	0.639
Stipa krylovii	0.769	0.868	1.000	1.195	1.500	0.731
S. sibirica	0.986	1.101	1.237	1.375	1.619	0.634
			Квантили СВ, %			
Caragana microphylla	54.5	58.4	62.9	67.3	71.0	16.5
C. stenophylla	49.2	53.0	58.2	63.0	65.9	16.8
Carex duriuscula	49.7	53.7	57.1	59.9	62.2	12.4
Cleistogenes squarrosa	45.9	51.5	57.0	60.4	63.4	17.6
Koeleria cristata	51.6	57.4	61.9	64.7	66.8	15.3
Leymus chinensis	53.3	56.3	59.8	62.5	64.1	10.7
Stipa krylovii	43.5	46.5	50.0	54.5	60.0	16.5
S. sibirica	49.6	52.4	55.3	57.9	61.8	12.2

Оказалось, что наибольшее количество воды в листьях имеют *Caragana microphylla, C. stenophylla, Koeleria cristata* и *Leymus chinensis*. У остальных растений оводненность листьев была меньше, но даже у них ниже 1 $г_{воды}/г_{сух. массы}$ она не опускалась.

Для большей убедительности разделения видов на группы мы использовали формулу, приведенную в монографии П. Джиллера (1988),

$$\rho_{ij} = (d_i - d_j)/\sqrt{(\omega_i^2 + \omega_j^2)/2}\ ,$$

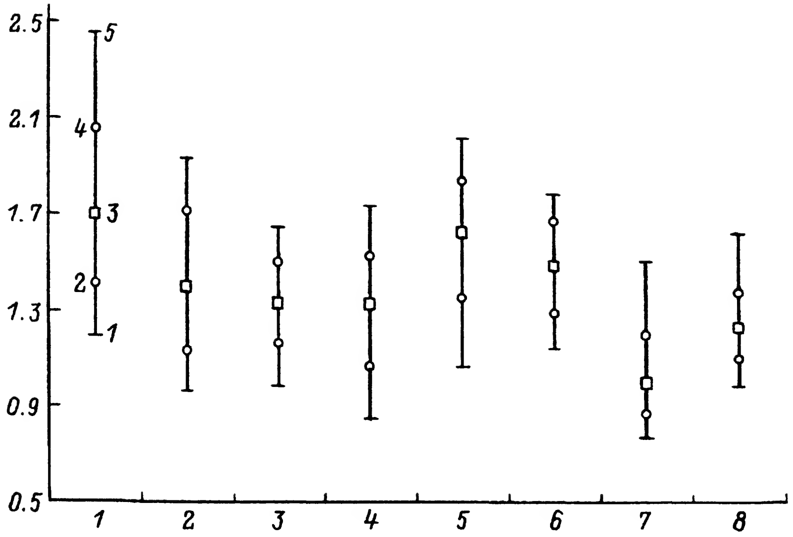


Рис. 1. Квантильная диаграмма содержания воды в листьях растений.

Квантили (в кружках): *1* — $q_{0.1}$, *2* — $q_{0.25}$, *3* — $q_{0.5}$, *4* — $q_{0.75}$, *5* — $q_{0.9}$. По оси ординат — содержание воды, $г_{воды}/г_{сух.\ масcs}$; по оси абсцисс — виды: *1* — *Caragana microphylla*, *2* — *C. stenophylla*, *3* — *Carex duriuscula*, *4* — *Cleistogenes squarrosa*, *5* — *Koeleria cristata*, *6* — *Leymus chinensis*, *7* — *Stipa krylovii*, *8* — *S. sibirica*.

где ρ_{ij} — безразмерная величина, характеризующая степень сходства между видами i и j (считается, что если $|\rho| \leqslant 1$, то сходство между видами велико; если этот показатель >1, то сходство выражено слабо; если он >3 — сходство между видами не выражено); $d_i - d_j$ — разность средних значений какого-либо показателя функционирования; ω_i, ω_j — стандартные отклонения. В данном контексте мы рассматриваем этот индекс только как показатель сходства или различия функционирования видов одного сообщества по разным элементам водного режима.

В табл. 2 приведены индексы экологического сходства видов рассматриваемого сообщества по оводненности листьев. Эти данные в целом подтверждают разделение видов на группы, описанное выше. Дополнительно из матрицы экологического сходства можно выделить более компактные группы с очень сходным содержанием воды в листьях ($\rho < 0.3$). В первой группе это — *Stipa sibirica, Cleistogenes squarrosa* и *Carex duriuscula.* Во второй — *Caragana stenophylla* и *Leymus chinensis.*

Среди всех изученных растений типичное максимальное содержание воды в листьях (в дальнейшем — максимальное) имеет кустарник *Caragana microphylla* — 2.448 $г_{воды}/г_{сух.\ массы}$ (71 %), а среди травянистых растений — *Koeleria cristata* — 2.015 (66.8 %). Самая низкая величина максимальной оводненности листьев отмечена у *Stipa krylovii* — 1.5 $г_{воды}/г_{сух.\ массы}$ (60 %) (табл. 3; рис. 1).

Известно, что запас воды в листьях растений связан с изменениями условий почвенной влажности. Действительно, СВ у видов караганового мелкодерновиннозлаково-тырсового сообщества в достаточно влажные 1976, 1977 гг. было выше, чем в сухие 1975 и 1978 гг. (табл. 4). Наиболее сильно на изменения влагообеспеченности эдафотопа реагировали такие виды, как *Caragana microphylla, C. stenophylla.* Меньше всего эти колебания сказались на *Stipa krylovii, Carex duriuscula, Leymus chinensis.* В погодичной динамике различия между самыми большими и самыми малыми средними величинами СВ у них не превышали 10—20 %.

Квантильный анализ показал, что для большинства растений сухих степей не характерны большие колебания СВ. Только группа видов, для которой свойственна высокая оводненность (*Caragana microphylla, C. stenophylla* и *Koeleria cristata*), имеет достаточно значительную амплитуду содержания воды — 0.950—1.251 $г_{воды}$ / $г_{сух.\ массы}$ (табл. 3).

ТАБЛИЦА 4

Интенсивность транспирации (ИТ, Гводы/Гсух. массы · ч), содержание воды (СВ, Гводы/Гсух. массы), дефицит водного насыщения (ДВН, %) видов караганового мелкодерновиннозлаково-тырсового сообщества

Виды	ИТ				
	1975	1976	1977	1978	среднее
Caragana microphylla	2.777	2.315	2.671	2.232	2.388
C. stenophylla	1.957	2.382	1.652	1.703	2.015
Carex duriuscula	—	2.102	1.275	1.263	1.654
Cleistogenes squarrosa	1.201	2.027	1.549	1.494	1.599
Koeleria cristata	1.730	1.826	1.627	1.380	1.666
Leymus chinensis	1.322	1.722	0.877	0.876	1.244
Stipa krylovii	1.003	0.926	0.870	0.868	0.887
S. sibirica	—	0.961	0.959	0.981	0.967

ТАБЛИЦА 4 *(продолжение)*

Виды	СВ				
	1975	1976	1977	1978	среднее
Caragana microphylla	1.426	2.082	2.015	1.664	1.761
C. stenophylla	1.122	1.695	1.729	1.305	1.448
Carex duriuscula	—	1.321	1.421	1.287	1.330
Cleistogenes squarrosa	1.148	1.345	1.496	1.359	1.311
Koeleria cristata	1.345	1.596	1.735	1.673	1.582
Leymus chinensis	1.342	1.614	1.645	1.520	1.481
Stipa krylovii	0.908	0.996	1.142	1.126	1.075
S. sibirica	—	1.185	1.411	1.285	1.261

ТАБЛИЦА 4 *(продолжение)*

Виды	ДВН				
	1975	1976	1977	1978	среднее
Caragana microphylla	15.9	13.8	—	17.5	15.1
C. stenophylla	22.3	23.9	—	22.8	23.2
Carex duriuscula	—	—	—	22.9	22.9
Cleistogenes squarrosa	18.2	—	—	14.5	16.7
Koeleria cristata	—	—	—	18.4	18.4
Leymus chinensis	17.2	15.6	—	16.4	16.3
Stipa krylovii	20.5	21.7	—	17.4	20.5
S. sibirica	—	23.3	—	17.4	21.7

Уровень величин запаса воды в листьях *Stipa krylovii, Cleistogenes squarrosa, Leymus chinensis* караганового мелкодерновиннозлаково-тырсового сообщества сухих степей Восточного Хангая (табл. 1) близок к таковому тех же видов ковыльно-разнотравно-вострецового сообщества настоящих степей Восточной Монголии (Шереметьев, Жаргалсайхан, 1990). То же можно сказать в отношении *Caragana microphylla* и *C. stenophylla.* Колебания запасов воды в их листьях находятся приблизительно в тех же пределах (если учесть, что при квантильном анализе мы отсекали по 10 % минимальных и максимальных значений), что и у караган сухих степей Средней Халхи (39—74 %) (Бобровская, 1991). Однако средняя оводненность дерновинных злаков Восточного Хангая несколько выше, чем у степных злаков юго-восточного Забайкалья (Копытова, Горшкова, 1977) и Тувы (Горшкова, Зверева, 1988).

Таким образом, запас воды в листьях растений сухих степей сравнительно высокий, он не подвергается сильному изменению и больше всего зависит от влажности почвы.

Интенсивность транспирации. ИТ является одним из важнейших показателей жизнедеятельности растений. Хорошо известно, что роль траспирации в жизни растений неоднозначна, особенно в условиях аридной зоны, где высокая температура воздуха и почвы часто сочетается с недостаточным и нерегулярным водоснабжением.

Наши многолетние наблюдения позволили рассчитать, что в среднем все растения исследованного сообщества тратили на транспирацию 1.559 $г_{воды}/г_{сух.\,массы} \cdot ч$ (0.633 $г_{воды}/г_{сыр.\,массы} \cdot ч$) (табл. 1). Судя по средним за все годы наблюдений величинам наиболее высокая транспирация была обнаружена у двух видов караган (более 2.0 $г_{воды}/г_{сух.\,массы} \cdot ч$, или больше 0.8 $г_{воды}/г_{сыр.\,массы} \cdot ч$), а наиболее низкая — у ковылей (менее 1.0 $г_{воды}/г_{сух.\,массы} \cdot ч$, или менее 0.5 $г_{воды}/г_{сыр.\,массы} \cdot ч$) (табл. 1). Остальные растения занимают промежуточное положение.

Матрица индексов экологического сходства видов по ИТ дает интересную картину (табл. 5). Прежде всего она показывает четкое разделение видов на две группы ($\rho \leqslant 1$). Одна группа растений имеет низкие величины ИТ: *Stipa krylovii, S. sibirica, Leymus chinensis, Cleistogenes squarrosa* и *Carex duriuscula*. Во вторую группу входят растения, имеющие более высокие величины ИТ: *Cleistogenes squarrosa, Carex duriuscula, Koeleria cristata, Caragana stenophylla* и *C. microphylla*. Нетрудно заметить, что в первую и во вторую группу входят *Cleistogenes squarrosa* и *Carex duriuscula*. Это означает, что оба вида по величине ИТ действительно занимают среднее положение между злаками и кустарниками. Между тем, судя по матрице экологического сходства видов, можно выделить три мелкие группы с более тесным сходством ($\rho < 0.3$) по скорости испарения воды. Первая группа состоит из *Stipa krylovii* и *S. sibirica*. Вторую группу составляют *Cleistogenes squarrosa, Carex duriuscula, Koeleria cristata*. В третью группу входят два вида караганы.

Больше всего тратит воды на транспирацию *Caragana microphylla*. Максимальная величина ИТ у нее составляет 4.068 $г_{воды}/г_{сух.\,массы} \cdot ч$ (1.450 $г_{воды}/г_{сыр.\,массы} \cdot ч$) (табл. 6). Также высоки скорости испарения воды у *Caragana stenophylla* и *Carex pediformis*. Меньше всего максимальная величина транспирации у *Stipa krylovii* — 1.507 $г_{воды}/г_{сух.\,массы} \cdot ч$ (0.701 $г_{воды}/г_{сыр.\,массы} \cdot ч$) и *Stipa sibirica* — 1.737 $г_{воды}/г_{сух.\,массы} \cdot ч$

ТАБЛИЦА 5

Матрица индексов сходства видов караганового мелкодерновиннозлаково-тырсового сообщества по интенсивности транспирации

1	−0.160	−0.557	−0.998	−0.999	−1.111	−1.370	−1.520
0.160	*2*	−0.416	−0.859	−0.871	−0.965	−1.243	−1.415
0.557	0.416	*3*	−0.424	−0.463	−0.510	−0.826	−1.058
0.998	0.859	0.424	*4*	−0.058	−0.076	−0.422	−0.701
0.999	0.871	0.463	0.058	*5*	−0.013	−0.352	−0.632
1.111	0.965	0.510	0.076	0.013	*6*	−0.358	−0.646
1.370	1.243	0.826	0.422	0.352	0.358	*7*	−0.311
1.520	1.415	1.058	0.701	0.632	0.646	0.311	*8*

Примечание. *1 — Stipa krylovii, 2 — S. sibirica, 3 — Leymus chinensis, 4 — Cleistogenes squarrosa, 5 — Carex duriuscula, 6 — Koeleria cristata, 7 — Caragana stenophylla, 8 — C. microphylla.*

ТАБЛИЦА 6

Квантили интенсивности транспирации видов караганового мелкодерновиннозлаково-тырсового сообщества в пересчете на сухую и сырую массу листьев

Виды	$q_{0.1}$	$q_{0.25}$	$q_{0.5}$	$q_{0.75}$	$q_{0.9}$	Амплитуда $q_{0.9} - q_{0.1}$
	Квантили ИТ, гводы/гсух. массы · ч					
Caragana microphylla	0.819	1.318	2.219	3.223	4.068	3.249
C. stenophylla	0.717	1.143	1.918	2.623	3.530	2.813
Carex duriuscula	0.574	0.916	1.425	2.190	3.035	2.461
Cleistogenes squarrosa	0.694	0.939	1.424	2.031	2.871	2.177
Koeleria cristata	0.697	1.009	1.533	2.079	2.906	2.210
Leymus chinensis	0.460	0.666	1.026	1.548	2.369	1.909
Stipa krylovii	0.409	0.544	0.795	1.133	1.507	1.098
S. sibirica	0.419	0.604	0.814	1.214	1.737	1.319
	Квантили ИТ, гводы/гсыр. массы · ч					
Caragana microphylla	0.323	0.480	0.795	1.178	1.450	1.127
C. stenophylla	0.305	0.480	0.765	1.080	1.405	1.100
Carex duriuscula	0.240	0.385	0.580	0.970	1.368	1.128
Cleistogenes squarrosa	0.302	0.430	0.630	0.840	1.198	0.896
Koeleria cristata	0.291	0.400	0.620	0.820	1.132	0.841
Leymus chinensis	0.195	0.270	0.430	0.630	0.925	0.730
Stipa krylovii	0.200	0.280	0.380	0.543	0.701	0.501
S. sibirica	0.190	0.270	0.360	0.530	0.780	0.590

(0.780 $г_{воды}/г_{сыр.\ массы} \cdot ч$). У других растений максимальные величины интенсивности транспирации находились в пределах 2.0—3.0 $г_{воды}/г_{сух.\ массы} \cdot ч$.

ИТ растений сухих степей заметно меняется в годы, различающиеся по условиям тепло- и влагообеспеченности и зависит в первую очередь от количества выпадающих осадков. Так, в 1976 г. за июнь—август выпало 262 мм осадков и влажность почвы была выше наименьшей влагоемкости (Максимович, 1986). В другие годы количество осадков колебалось от 162 до 175 мм. В 1976 г. обнаружено повышение ИТ у большинства изученных растений, за исключением *Caragana stenophylla* и ковылей (табл. 4).

Судя по квантильному распределению, наибольшей изменчивости подвержена интенсивность транспирации у двух видов караган, у которых амплитуда колебаний транспирации особенно велика (табл. 6; рис. 2). Несколько у́же границы изменчивости у *Cleistogenes squarrosa, Koeleria cristata* и *Leymus chinensis*. Самые малые колебания интенсивности транспирации оказались у *Stipa krylovii* и *S. sibirica*.

Что касается типичных значений ($q_{0.25} - q_{0.75}$), то они изменяются у *Caragana microphylla* в пределах 1.318—3.223 $г_{воды}/г_{сух.\ массы} \cdot ч$. Наименьшие изменения типичных величин интенсивности транспирации, как и по другим параметрам, у *Stipa krylovii* — 0.544—1.133 $г_{воды}/г_{сух.\ массы} \cdot ч$.

В Монголии водный режим растений изучали в поймах, лугах, степях (сухих, настоящих, пустынных) и пустынях. Подобные исследования проводили также в смежных степях Тувы и Забайкалья.

В Восточной Монголии в ковыльно-разнотравно-вострецовом сообществе (Шереметьев, Жаргалсайхан, 1990; Шереметьев, 1991) средняя интенсивность транспирации достигала у *Stipa krylovii* 0.343 $г_{воды}/г_{сыр.\ массы} \cdot ч$ и у *Leymus chinensis* 0.435 $г_{воды}/г_{сыр.\ массы} \cdot ч$, максимальная интенсивность транспирации соответственно составляла 0.560 и 0.677 $г_{воды}/г_{сыр.\ массы} \cdot ч$.

Согласно Н. И. Бобровской (1990, 1991), в условиях сухой степи у большинства растений интенсивность транспирации варьирует от 0.1 до 0.6 $г_{воды}/г_{сыр.\ массы} \cdot ч$, причем максимальные значения транспирации достигали у *Stipa krylovii*

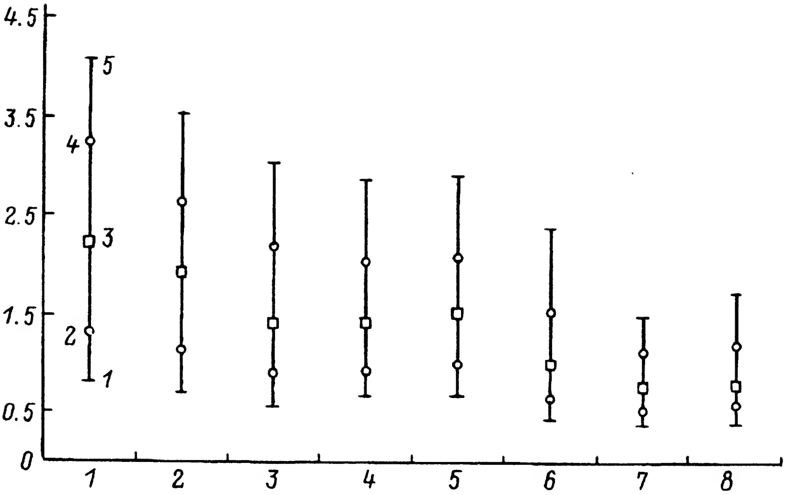


Рис. 2. Квантильная диаграмма интенсивности транспирации.

По оси ординат — интенсивность транспирации, $г_{воды}/г_{сух. массы}$ · ч. Остальные обозначения те же, что и на рис. 1.

1.020 $г_{воды}/г_{сыр. массы}$ · ч; *Leymus chinensis* 0.720 $г_{воды}/г_{сыр. массы}$ · ч. У *Caragana microphylla* и *C. stenophylla* максимальная транспирация была еще выше, соответственно 1.040 и 1.220 $г_{воды}/г_{сыр. массы}$ · ч. Автором также была отмечена четкая связь между влажностью почвы и интенсивностью транспирации. Из приведенных данных видно, что доминант настоящих и сухих степей Монголии *Stipa krylovii* несколько больше транспирирует в сухой степи Средней Халхи. У *Leymus chinensis, Caragana microphylla* и *Caragana stenophylla* интенсивность транспирации выше в сухой степи Хангая.

Несколько иные величины ИТ были обнаружены у степных растений Забайкалья и Тувы (Копытова, Горшкова, 1977; Горшкова, Зверева, 1988). Так, у доминирующих в Забайкальских степях *Stipa baicalensis* и *Koeleria gracilis* средняя интенсивность транспирации составила 0.530—0.580 $г_{воды}/г_{сыр. массы}$ · ч. Здесь одним из сильно траспирирующих видов оказалась *Caragana microphylla* — 0.970 $г_{воды}/г_{сыр. массы}$ · ч.

В настоящих и опустыненных степях Тувы *Stipa krylovii* в разные годы имела средние значения интенсивности транспирации 0.36—1.14 $г_{воды}/г_{сыр. массы}$ · ч (Горшкова, Зверева, 1988). У *Koeleria cristata* интенсивность транспирации колебалась в пределах от 0.47 до 1.33 $г_{воды}/г_{сыр. массы}$ · ч, у *Cleistogenes squarrosa* — от 0.64 до 1.15 $г_{воды}/г_{сыр. массы}$ · ч. Более высокую транспирацию авторы интерпретируют тем, что в годы с аномальными осадками интенсивность процесса может возрастать в 2 и более раз.

Дефицит водного насыщения. Недостаток насыщения водой листьев растений в какой-то степени может выражать состояние водообеспеченности и характеризовать степень напряженности водного режима растений. У наземных растений фактически всегда возникает та или иная степень недонасыщенности листьев водой. Естественно, у разных видов недостаток насыщения различен. Вообще некоторый дефицит воды необходим для функционирования биохимических и физиологических процессов. Но прогрессирующее возрастание водного дефицита может вызвать нарушение водного режима растений и их жизнедеятельности.

Средние значения ДВН растений караганового мелкодерновиннозлаково-тырсового сообщества колеблются в пределах 15.1—23.2 %. Среди доминантов сообщества самый высокий дефицит обнаружен у *Caragana stenophylla* — 23.2 %, самый низкий — у *C. microphylla* — 15.1 %.

Матрица экологического сходства по ДВН (табл. 7) показывает высокую степень подобия между видами, однако в диапазоне величин индекса сходства до 0.5 можно выделить две группы растений.

ТАБЛИЦА 7

Матрица индексов сходства видов караганового мелкодерновиннозлаково-тырсового сообщества по дефициту водного насыщения

1	−0.152	−0.187	−0.308	−0.656	−0.737	−0.705	−0.860
0.152	*2*	−0.052	−0.199	−0.525	−0.616	−0.605	−0.747
0.187	0.052	*3*	−0.146	−0.423	−0.516	−0.530	−0.645
0.308	0.199	0.146	*4*	−0.200	−0.292	−0.345	−0.414
0.656	0.525	0.423	0.200	*5*	−0.126	−0.209	−0.280
0.737	0.616	0.516	0.292	0.126	*6*	−0.102	−0.152
0.705	0.605	0.530	0.345	0.209	0.102	*7*	−0.030
0.860	0.747	0.645	0.414	0.280	0.152	0.030	*8*

Примечание. *1 — Caragana microphylla, 2 — Leymus chinensis, 3 — Cleistogenes squarrosa, 4 — Koeleria cristata, 5 — Stipa krylovii, 6 — S. sibirica, 7 — Carex duriuscula, 8 — Caragana stenophylla.*

Первую группу составляют виды со сравнительно небольшими средними величинами ДВН — *Caragana microphylla, Leymus chinensis, Cleistogenes squarrosa* и *Koeleria cristata.* Во вторую группу с более высоким ДВН входят *Caragana stenophylla, Carex duriuscula, Stipa sibirica, S. krylovii* и *Koeleria cristata.*

Квантильный анализ показывает (табл. 8; рис. 3), что у растений, имеющих высокий ДВН, его амплитуда также велика. Например, у *Carex duriuscula* амплитуда составила 33.7, у *Caragana stenophylla* — 29.0 %.

У этих же растений максимальные значения водного дефицита составляют соответственно 41.2 и 38.7 %. Максимальные величины у большинства растений отмечены в сухие, теплые 1979—1980 гг. (Измайлова, 1986).

Величины водного дефицита растений караганового мелкодерновиннозлаково-тырсового сообщества оказались близкими с растениями настоящих и сухих степей Монголии (Бобровская, 1990; Шереметьев, Жаргалсайхан, 1990).

Нами проведен сравнительный анализ растений караганового мелкодерновиннозлаково-тырсового сообщества по совокупности среднедневных величин показателей водного режима (СВ, ИТ, ДВН) и их коэффициентов вариации. При этом каждый

ТАБЛИЦА 8

Квантили дефицита водного насыщения видов караганового мелкодерновиннозлаково-тырсового сообщества

Виды	Квантили ДВН, %					Амплитуда $q_{0.9} - q_{0.1}$
	$q_{0.1}$	$q_{0.25}$	$q_{0.5}$	$q_{0.75}$	$q_{0.9}$	
Caragana microphylla	5.6	9.1	13.8	20.1	27.2	21.6
C. stenophylla	9.7	15.4	22.6	30.0	38.7	29.0
Carex duriuscula	7.5	12.2	21.8	30.5	41.2	33.7
Cleistogenes squarrosa	4.9	9.6	15.8	22.8	29.2	24.4
Koeleria cristata	5.0	11.0	15.1	24.6	35.0	30.0
Leymus chinensis	7.2	11.2	15.6	20.1	27.4	20.3
Stipa krylovii	9.4	14.8	19.4	26.4	31.5	22.1
S. sibirica	9.4	15.1	21.1	27.9	34.5	25.2

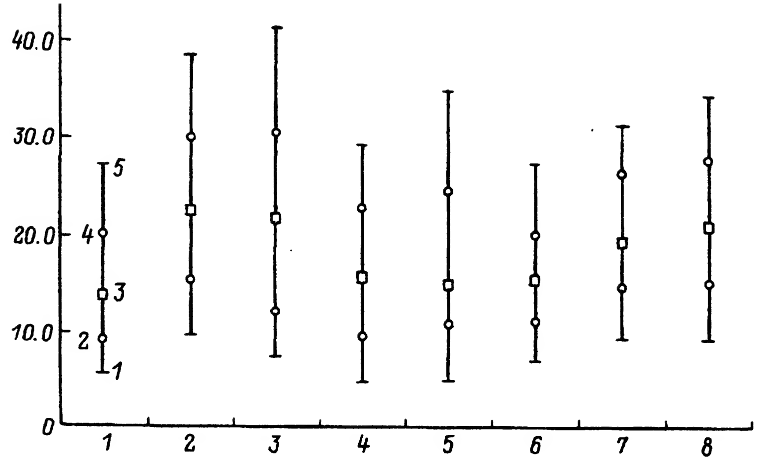


Рис. 3. Квантильная диаграмма дефицита водного насыщения.

По оси ординат — дефицит водного насыщения, %. Остальные обозначения те же, что и на рис. 1.

вид по каждому из 6 признаков сравнивали с остальными по принципу «больше» (знак «+») — «меньше» (знак «–»). В результате пространственное распределение видов в поле отличий (рис. 4) показывает направленность изменений показателей водного режима (или стратегию водообмена) на фоне разной внешней и внутренней среды.

Как видно из рис. 4, по совокупности перечисленных показателей исследованные виды сообщества распались на 3 группы: 1) *Caragana stenophylla, Carex duriuscula* и *Caragana microphylla* с КО$^{«+»}$ > 0.5; 2) *Stipa sibirica* и *S. krylovii* с коэффициентом отклонения КО$^{«-»}$ = 0.6; 3) промежуточная группа, включающая в себя остальные виды.

Согласно заданной направленности изменений признаков, первой группе растений в целом свойственны высокие показатели водообмена и диапазона их варьирования, а второй группе, наоборот, — низкие значения. В этой связи интересно обсудить возможности обеспечения разных типов водообмена и наблюдаемые отклонения от стратегической линии.

Нам кажется, что эти особенности обусловлены биологией и эдафотопической приуроченностью растений. Например, у обеих кустарниковых караган и осоки высокая ИТ обусловлена достаточным водоснабжением. Однако оно разное у этих растений. *Caragana microphylla* благодаря своей жизненной форме и способу размножения имеет автономное водное обеспечение. Под рыхлыми куртинами 2—3 (5) м в диам. *C. microphylla* аккумулируются достаточно мощные песчаные наносы (ныне закрепленные), роль которых во влагообороте хорошо известна (Высоцкий, 1962). Корневища вегетативного клона проникают до глубины 150 см. Естественно, что у *C. microphylla* может наблюдаться практически без водного дефицита в

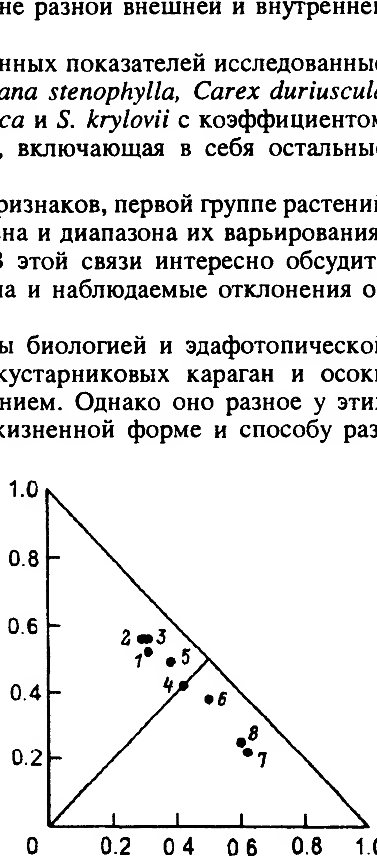


Рис. 4. Распределение растений разнотравно-кобрезиевого сообщества по совокупности показателей водного режима.

1—8 — виды (см. рис. 1). По оси абсцисс — КО$^{«-»}$; по оси ординат — КО$^{«+»}$.

листьях самая высокая интенсивность транспирации. У *C. stenophylla* корни также проникают на эту глубину. Однако этот кустарник в условиях Восточного Хангая не образует крупных куртин и занимает местообитания с легкосуглинистой дресвянистой почвой, неглубоко подстилаемой щебнистой породой (Юнатов, 1954). Ему, так же как и осоке, приходится конкурировать за основной водный ресурс в насыщенном корнями верхнем (до 60 см) слое почвы. Поэтому у данного вида при значительной интенсивности транспирации (как и у *C. microphylla*) развивается самый высокий в сообществе водный дефицит (табл. 1) за счет несбалансированности поступления и расхода воды.

Ковыли по отношению к рассмотренным видам в поле отличий занимают полярную позицию (рис. 4). Они обнаруживают малые значения содержания воды, транспирации и незначительные их колебания в динамике. Тем не менее по дефициту водного насыщения ковыли ненамного уступают растениям первой группы. Характер водообмена ковылей можно интерпретировать с разных позиций. Низкое содержание воды однозначно определяется типичной ксероморфной структурой ассимиляционного аппарата с малой долей паренхимных и водоносных тканей и большой — механических элементов (Шийрэвдамба, 1989). Экономный и, по-видимому, эволюционно детерминированный расход влаги и стабильно значительный водный дефицит в листьях связаны скорее всего с острой перманентной внутривидовой и межвидовой конкуренцией за водный ресурс в толще почвы, где обитают все мелкодерновинные злаки. Причем во влажные сезоны конкуренция не только не ослабляется, а даже усиливается, о чем свидетельствует повышение дефицита водного насыщения во влажном 1976 г. (табл. 4). Стабильность же водного режима у ковылей регулируется их способностью к сворачиванию листовой пластинки в стрессовых ситуациях и постоянно высокой в сравнении с другими видами сосущей силе (22.5 атм, при $Sx = 3$ атм) (табл. 1).

Карагановое мелкодерновиннозлаково-тырсовое сообщество чрезвычайно сложно и пестро по пространственному строению. Примерно в равных долях по площади в нем закартированы 3 синузии. Наиболее четко отграничена в пространстве и экологически автономна синузия караганы мелколистной. Этот вид занимает ведущую позицию по энергомассообмену. Основу травостоя составляют синузии дерновинных злаков и корневищных трав. В первой из них доминируют *Stipa krylovii* и *Cleistogenes squarrosa*, образующие самостоятельные экотопогенные микрогруппировки. Во второй преобладает *Leymus chinensis* в антропогенных микрогруппировках, сформированных под влиянием чрезмерного выпаса (Гуричева, Буевич, 1986). Следовательно, в данном сообществе половина из 8 исследованных видов относится к разряду доминантов, которые равномерно рассеяны по полю отличий (рис. 4). Поэтому по материалам анализа характера водообмена по совокупности его показателей можно сделать следующее заключение. Тип водообмена растений в исследованном сообществе (лабильный, как у караганы мелколистной, или стабильный, как у ковыля Крылова) зависит в первую очередь от жизненной формы вида, плотности его ценопопуляций, структуры ассимиляционного аппарата, а также от уровня влагообеспеченности экотопа.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Банникова И. А. Растительный покров. Структура высотной поясности // Горная лесостепь Восточного Хангая. Л., 1983. С. 89—130.

Береснева И. А. Микроклиматы степных экотопов // Степи Восточного Хангая. М., 1986. С. 27—42.

Бобровская Н. И. Водный режим растений аридных областей Монголии: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Л., 1990. 43 с.

Бобровская Н. И. Водный режим растений степей и пустынь Монголии. СПб., 1991. 151 с.

Высоцкий Г. Н. Избранные сочинения: Почвенные и почвенно-гидрологические работы. М., 1962. Т. 2. 399 с.

Горшкова А. А., Зверева Г. К. Экология степных сообществ Центральной Тувы // Степная растительность Сибири и некоторые черты ее экологии. Новосибирск, 1982. С. 19—41.

Горшкова А. А., Зверева Г. К. Экология степных растений Тувы. Новосибирск, 1988. 114 с.

Гуричева Н. П., Буевич З. Г. Состав, сложение и сезонное развитие степных сообществ // Степи Восточного Хангая. М., 1986. С. 53—88.

Джиллер П. Структура сообщества и экологическая ниша. М., 1988. 184 с.

Иванов Л. А., Силина А. А., Цельникер Ю. Л. О методе быстрого взвешивания для определения транспирации в естественных условиях // Бот. журн. 1950. Т. 35. № 2. С. 171—185.

Измайлова Н. Н. Водный режим // Степи Восточного Хангая. М., 1986. С. 99—126.

Копытова Л. Д., Горшкова А. А. Запас воды в сообществах и расход на транспирацию растений // Экология и пастбищная дигрессия степных сообществ Забайкалья. Новосибирск, 1977. С. 53—95.

Максимович С. В. Степные почвы // Степи Восточного Хангая. М., 1986. С. 43—46.

Стефанов С. Б. Морфокинетический синтез отношений пространственных и функциональных данных // Биофизика. 1974. Т. 19. № 5. С. 884—887.

Шереметьев С. Н., Жаргалсайхан Л. Экология водного режима степных растений Монголии. Л., 1990. 110 с.

Шереметьев С. Н. Экология водного режима пустынных, степных и луговых растений Монголии: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Л., 1991. 33 с.

Шийрэвдамба Ц. Анатомическая характеристика растений основных природных зон и поясов Монгольской Народной Республики: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1989. 19 с.

Юнатов А. А. Кормовые растения пастбищ и сенокосов МНР. М.—Л., 1954. 351 с.

Catsky G. Determination of water deficit in disk cut of foliage leaves // Biol. Plant. 1962. Vol. 4. P. 306—314.

Институт ботаники АН МНР
Улан-Батор

Получено 18 XII 1996

SUMMARY

Data on the intensity of transpiration, water content and water saturation deficit in *Caragana microphylla, C. stenophylla, Carex duriuscula, Cleistogenes squarrosa, Koeleria cristata, Leymus chinensis, Stipa krylovii, S. sibirica* of *Caragana*-grass community in East Hangay is given. Based on these data, matrices of ecological similarity of the species are calculated. Phytocoenotic status of the species is discussed in relation to different indices of water relations.

УДК 502.75 : 581.9

© Б. А. Юрцев

МОНИТОРИНГ БИОРАЗНООБРАЗИЯ НА УРОВНЕ ЛОКАЛЬНЫХ ФЛОР

B. A. YURTSEV. THE BIODIVERSITY MONITORING AT THE LEVEL OF LOCAL FLORAS

Принятая мировым сообществом в 1992 г. Конвенция о биоразнообразии (БР) включает в себя требование осуществления мониторинга БР. Последний необходим как для своевременного принятия мер по сохранению БР, так и для выявления воздействий глобальных изменений среды на биоту. Узловой уровень выявления и мониторинга БР — ландшафтный. Высказано и обосновано предложение использовать для мониторинга БР сеть локальных флор (ЛФ), изученных последователями А. И. Толмачева во многих сотнях пунктов бывшего СССР, особенно северных и высокогорных. Предложены критерии отбора ЛФ для целей мониторинга, схема паспортизации таких ЛФ, программа их изучения и периодического переисследования. Приоритет при создании сети отдается особо охраняемым природным территориям и биологическим и комплексным стационарам. Сеть ЛФ должна отражать биохорологическое и ландшафтное разнообразие биоты.

Международная конвенция о биологическом разнообразии (БР), принятая на специальной конференции Генеральной Ассамблеи ООН в 1992 г. в Рио-де-Жанейро, включает в себя требование обеспечить мониторинг БР (т. е. регулярное слежение за состоянием объекта) на национальном и международном уровнях. Сюда входят: исследование и регулярное (через определенные интервалы) переисследование БР биоты по стандартным программам, сравнение его состояний в разные временны́е срезы (по стандартным параметрам оценки биоты), выявление трендов изменений, сопоставление их со сдвигами значений параметров среды, причинный анализ изменений, выводы о необходимых мерах сохранения БР.

Часть выявленных изменений БР является следствием глобальных изменений среды и может служить их биологическим индикатором. Кроме того, длительное слежение за фиксированными биологическими объектами может дать в наши руки драгоценные **прямые** свидетельства о сукцессионной динамике, эволюционных процессах, филоценогенезе, флоро- и фауногенезе. Но для этого важно как можно скорее начать временны́е ряды наблюдений.

Мониторинг БР на уровне локальных флор (ЛФ)

До сих пор не существует общепринятого определения БР. На первых двух совещаниях Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН (БИН) и Зоологического института РАН (ЗИН) по проблеме БР в 1990 г. мною предложено определять биологическое разнообразие как разнообразие организмов (собственно БР) и их природных сочетаний (биохорологическое разнообразие — БХР) (Юрцев, 1991, 1992); первое делится на таксономическое (по родству) и типологическое (по любой категории признаков, не сводимых к родству); опорные уровни БХР — уровень сообщества, уровень ландшафта, уровни биохорий того или иного ранга.

Применительно к задаче мониторинга собственно БР (в частности, таксономического) базовый уровень мониторинга — уровень вида (видовое разнообразие — ВР). Базовый уровень мониторинга БХР — уровень биоты ландшафта, которому соответствуют конкретные, или элементарные флоры (КФ), фауны, биоты в духе концепции А. И. Толмачева (Толмачев, 1931, 1941; Юрцев, 1975а, 1982, 1987а), а также (приближенно) локальные флоры (Шеляг-Сосонко, 1980; Юрцев, 1982). Согласно В. Б. Сочаве (1978), уровень ландшафта находится на стыке топологического (внутриландшафтного) и регионального уровней, он охватывает биоту всего спектра сообществ, экотопов (биотопов), свойственных данному ландшафту, существующих при одинаковом макроклимате, имеющих единую природную историю.

Важным условием единства элементарной флоры, по Толмачеву, является то, что в ее пределах на однотипных экотопах существует весьма сходный (в идеале — идентичный) набор видов, за вычетом случайных различий в составе редких или спорадических видов. Таким образом, КФ характеризуется набором типов экотопов и набором видов в каждом типе. Толмачев (1931) различал собственно КФ как флору естественного природного контура и площадь ее выявления, которую он первоначально принимал равной 10 × 10 км.

В отечественной сравнительной флористике получило широкое хождение близкое, но не тождественное понятие — локальная флора (ЛФ), т. е. флора окрестностей данного географического пункта, или проба флористической ситуации в нем (Юрцев, 1975а, 1982, 1987а; Шеляг-Сосонко, 1980). Если этот пункт расположен в пределах однородного ландшафта, ЛФ совпадает с флорой площади выявления КФ; однако ЛФ может включать части 2—3 смежных КФ или располагаться в пределах флористического экотона (например, размытой фитогеографической границы, где вообще трудно говорить о флористической однородности).

Ландшафт с его биотой представляет важную единицу естественной иерархии природных экосистем надбиогеоценотического уровня (Юрцев, 1982, 1984).

Ландшафтный подход к выбору полигонов для мониторинга БР, вследствие природной мозаичности ландшафтов даже в пределах единой фитохории, с логической неизбежностью предполагает создание сети эталонных (базовых) конкретных или локальных флор (фаун, биот), представительной для биохорологического разнообразия крупного региона (зоны, биогеографической области, континента, наконец, всей планеты) и соответствующей сети выделов того или иного биогеографического районирования. В принципе же, каждый своеобразный контур ландшафтного уровня может претендовать на включение в сеть ЛФ (локальных биот) для мониторинга БР.

Подходы к созданию сети ЛФ для мониторинга БР: приоритеты

Приоритет при создании такой опорной сети должны иметь стационары и станции, где проводилась (нередко — в несколько этапов) инвентаризация основных групп организмов. К ним примыкают постоянные базы летней практики студентов-биологов и прежде всего особо охраняемые природные территории (ООПТ), такие как заповедники и национальные парки. Поэтому уже сейчас такая сеть, при всей ее неравномерности и (местами) разреженности, может иметь циркумполярный или даже глобальный характер.

В странах бывшего СССР (если говорить о растительном мире) такая сеть будет намного плотнее на территориях, изученных методом КФ, особенно на Чукотке и Ямале. Сходная по плотности сеть изученных ЛФ существует на северо-западе Российской Арктики, Таймыре, в низовьях Лены (арктическая Якутия), на северо-востоке Европейской России, в некоторых частях Украины, Белоруссии, в Западных и Восточных Саянах, на Алтае, Становом нагорье и т. д.

Для стран Западной Европы, где достигнута высокая плотность доступной флористической информации и где флористические исследования ведутся методом обследования регулярной сети квадратов (чаще 10 × 10 км), в качестве базовых ЛФ могут быть использованы флоры представительных квадратов или групп квадратов, с применением методологии ЛФ (Юрцев, 1987б).

Таким образом, основа подобной сети для растительного мира России и многих сопредельных стран фактически уже существует. Следует лишь отобрать из сотен изученных ЛФ те, что отвечают определенным критериям, и нанести их на сетку выделов флористического или биогеографического, желательно также ландшафтного районирования; тогда выявятся те биохории, где представительные ЛФ еще не изучались или изучены недостаточно (gap-analysis). Для тех биохорий, где изученные ЛФ не отвечают всем требованиям к полигонам для мониторинга БР, целесообразно провести доисследование ранее изученных (удачно расположенных) ЛФ. Это проще и легче, нежели начинать работу с нуля.

Критерии отбора изученных ЛФ (или флор регулярной сети квадратов) для мониторинга БР

1. Основным критерием отбора является репрезентативность ЛФ для того или иного выдела районирования, также зоны или подзоны, их конкретного сектора и типа ландшафта (в их пределах).

2. Другим критерием является уникальность ландшафта или его частей, т. е. наличие неповторимых элементов в его пределах: «точечных» эндемиков (известных из одного пункта), резко дизъюнктивных реликтовых популяций, редких флористически самобытных экотопов или даже реликтовых сообществ (например, реликтовых степных урочищ на Чукотке или о-ве Врангеля (Юрцев, 1981) или биоценозов термоминеральных источников (Экосистемы..., 1981)).[1]

3. Заслуживают включения в сеть мониторинга БР не только типичные участки, представительные для тех или иных выделов районирования, зоны (подзоны) и т. д., но и участки экотона между фитохориями или зонами (подзонами), а также области контакта контрастных районов или ландшафтов. Ведь именно здесь последствия глобальных изменений климата (в первую очередь, его гидротермических соотношений) должны проявиться раньше всего и в наиболее резкой форме. Кстати, именно поэтому концепция локальных флор (биот) имеет преимущества с точки зрения задач мониторинга перед таковой конкретных (или элементарных) флор как флористически гомогенных контуров.

4. Большое значение имеет полнота изученности флоры (биоты). О полноте выявления состава данной ЛФ в отношении той или иной крупной группы организмов можно предварительно судить по эмпирическим контрольным цифрам видового богатства. Так, ЛФ (сосудистых растений) на востоке Чукотского п-ова в 2—3 раза богаче видами, нежели таковые п-ова Ямал в тех же подзонах. В первых ЛФ, флоры, содержащие более 300 видов и подвидов сосудистых растений, весьма обычны (максимум 450 видов и подвидов в окр. пос. Янракыннот на побережье пролива Сенявина), во вторыхФЛ, флоры, содержащие более 100 видов, уже достаточно редки в более северных подзонах; примерно в таком же соотношении находятся локальные флоры о-ва Врангеля (подзона арктических тундр) и таковые о-ва Элсмира (на северо-востоке Канадского Арктического архипелага) или о-вов Шпицбергена из той же подзоны.

5. Придержками для отбора могут служить также сведения о продолжительности обследования, повторности, квалификации специалистов, проводивших полевое обследование и последующую идентификацию сборов (если это не одно и то же лицо); примерная схема паспортизации ЛФ приводится далее (см. Приложение).

6. Наличие составленных в полевых условиях (с последующей корректировкой по результатам обработки коллекций) эколого-ценотических аннотаций флористического списка, включающих данные по обычности—редкости каждого вида, его внутриландшафтной активности и его распределению по экотопам и сообществам

---

[1] При всей противоположности критериев 1 и 2, лучше говорить о чертах представительности и чертах уникальности в данном ландшафте, данной КФ или ЛФ.

(желательны также данные по составу парциальных флор сообществ (ценофлор) и экотопов (местообитаний)).

7. Четкая топографическая привязка наиболее ценных флористических находок к топографической основе (карте) или аэрофотоснимку, что позволит контролировать сохранность популяций особо редких видов.

8. Важный дополнительный (не облигатный) аргумент за включение данной ЛФ в сеть пунктов мониторинга БР — изученность на одной и той же территории состава основных таксономических групп (сосудистых растений, мхов, лишайников, микро- и макромицетов, почвенных водорослей), а также геоботаническая изученность участка (наличие банка описаний сообществ, крупномасштабной карты растительности, профилей-трансектов и т. д., желательно с привязкой к топографической основе). Если же подобные работы на территории ЛФ ранее не проводились (обследован лишь состав сосудистых растений), то целесообразнее дообследовать представительные участки в указанных отношениях, нежели начинать общее обследование «на голом месте».

Особенности изучения ЛФ для мониторинга БР

Программы обследования (выявления) ЛФ для мониторинга БР должны быть достаточно стандартизированы и традиционны, но они должны иметь и свою специфику, отражающую установку на мониторинг, т. е. на объективную констатацию временны́х изменений флоры и растительности.

Стандартные программы детального изучения флоры, обсужденные и, в целом, одобренные на II рабочем совещании по сравнительной флористике в Неринге в 1983 г., были опубликованы (Юрцев, Камелин, 1987), в их основе — методология изучения КФ. Программы подразделяются на 4 уровня по «интенсивности» обследования, предполагающие различную длительность полевого обследования и неодинаковую укомплектованность бригады специалистов. Этим уровням соответствуют программы биогеографических эталонов (программа-минимум изучения КФ и общая геоботаническая характеристика территории с необходимым минимумом описаний растительности), биогеографических (1—3-летних) полустационаров, более длительно работающих стационаров, постоянно (или очень длительно) действующих биологических станций (Юрцев, 1975б). Содержание самих программ приводится в цитированных работах.

Несмотря на то что, в принципе, речь должна идти о выявлении и мониторинге БР всей биоты, программа на настоящем этапе разрабатывалась для автотрофных компонентов биоты — растений как прикрепленных к субстрату организмов. Близкие подходы должны существовать и к изучению БР прикрепленных таксонов грибов, возможно, и ряда групп почвенных беспозвоночных. Определить формы возможного участия в предлагаемой программе мониторинга БР специалистов по высоко подвижным группам животных должны сами зоологи.

Остановлюсь на специфике программ флористического мониторинга.

Мониторинг видового разнообразия

Для мониторинга видового разнообразия особое значение приобретает следующее.

1. Точный исчерпывающий учет набора видов и подвидов. Масштаб прогнозируемых глобальных изменений таков, что можно ожидать существенного смещения зональных и подзональных, а в их пределах — долготносекторальных границ, а, следовательно, изменения составы флоры (биоты) в первую очередь за счет вымирания маргинальных малочисленных популяций редких видов (находящихся на пределе их распространения), с последующей миграцией индигенных видов и усилением

заноса антропохорных и иных видов человеком. Поэтому критический, узловой момент инвентаризации флоры — выявление и учет состава особо редких видов с точной регистрацией мест находок, вплоть до их картирования, «накалывания» на аэрофотоснимках, определения азимута и расстояния от точно фиксированных базовых пунктов, и т. д.

При использовании для целей мониторинга ранее полученных данных по видовому составу ЛФ следует считаться с объективной возможностью недовыявления некоторого количества особо редких (неактивных) видов. Обнаружение их при повторном обследовании не является абсолютным доказательством их рецентной иммиграции, особенно если мы имеем дело с реликтовыми элементами флоры. И наоборот, особо редкие виды с крайне малочисленными популяциями (единичная находка немногих особей) могут быть пропущены при повторном обследовании, особенно если места их произрастания не были точно зафиксированы. Заключения о вероятной иммиграции или вымирании некоторых редких видов в данной ЛФ получат подкрепление, если выяснится, что «появившиеся» или «исчезнувшие» виды группируются в ботанико-географические плеяды, например, если исчезли исключительно или преимущественно криофильные элементы флоры, а появились только относительно термофильные. Изменения в числе и составе антропохорных, адвентивных, рудеральных и им подобных элементов флоры в районах, испытывающих существенное антропогенное воздействие, а тем более в созданных человеком ландшафтов (Ильминских, 1993, 1995), вполне естественны и могут происходить вне всякой связи с изменениями климата. Для более точной регистрации состава особо редких видов полезно специальное обследование (с провешиванием на местности) экологически своеобразных урочищ со скоплением реликтовых элементов (например, степных склонов в тайге или тундре, термальных урочищ вблизи термоминеральных источников, лесных «островов» в южной гипоарктической тундре и т. д.).

В целом же объективные трудности исчерпывающей регистрации состава видов на представительном участке того или иного ландшафта должны учитываться при осуществлении мониторинга и интерпретации его результатов, однако они не могут служить основанием для отказа от мониторинга на базовом уровне БХР — уровне ландшафта, КФ или ЛФ.

2. Количественная характеристика местной популяции каждого вида. В зависимости от продолжительности и детальности обследования она может быть дана: 1) в самой слабой шкале наименований (1 находка, редок, не редок, обычен и т. д.; желательно также с качественным обозначением обилия, т. е. численности популяций); 2) в шкале порядков: баллы активности (Юрцев, 1968, 1982; Юрцев, Петровский, 1994) — комплексная характеристика, учитывающая широту экологической амплитуды (спектр экотопов), равномерность распределения по территории ЛФ (встречаемость) и уровень численности на характерных для вида экотопах; 3) в самой сильной шкале отношений, например через расчет среднего проективного покрытия в ландшафте, т. е. насыщения территории данным видом (последнее актуально для массовых, фоновых видов; Юрцев, 1982).

В рамках детальных программ возможно картирование и специальное демографическое (и даже генетическое) изучение микропопуляций особо редких видов по существующим методикам (Ценопопуляции..., 1976).

Если при мониторинге видового разнообразия мы в первую очередь обращаемся к редким и особо редким видам, то при учете изменений весовых характеристик видов мы имеем дело в значительной степени с контингентом «обычных» регулярных (в том числе и фоновых) компонентов флоры и с ее «выровненностью». Это согласуется с подходом к флоре как системе местных видовых популяций в их демографическом понимании (Юрцев, 1982, 1987а, 1994), подходом, в котором органично пересекаются интересы флористов и геоботаников.

Использование оценки активности в баллах (в шкале порядков) также сопряжено с опасностью некоторого субъективизма при регистрации изменений активности (или даже обычности—редкости) вида. Опасность эта снизится, если изменения активности вида значительны (например, от III балла к I, от II к IIIА) и особенно если виды, у которых отмечено повышение (или, напротив, понижение) активности, образуют четкие ботанико-географические или эколого-ценотические плеяды (сравнение изменения частот баллов в разных группах видов). Полезен также анализ изменений основных компонентов активности, например изменений числа типов (или даже классов) экотопов, в которых встречается вид, проективного покрытия и константности вида на освоенных им типах экотопов и общей их доли от площади ландшафта (ЛФ, ПФ).

3. Характеристика внутриландшафтного распределения вида, отражающая его ассоциативные возможности и отношение к конкретным биотопам. Эти показатели вида могут существенно меняться при существенных изменениях ландшафтно-климатических условий.

Внутриландшафтные позиции вида могут быть отражены через набор сообществ (синтаксонов), в которых вид встречается (с учетом его константности, обилия и иных показателей ценотической значимости), либо через набор экотопов (биотопов), определяемых через характер растительности в привязке к местоположению (энтопию, т. е. элементу рельефа и почвообразующей породе), либо непосредственно через набор местоположений (например, водоразделы, террасы, склоны, долины и их элементы). Этот раздел изучения флоры тесно смыкается с задачами геоботаники и экотопологической флористики: систематизацией и классификацией сообществ, экотопов (биотопов), местоположений (энтопиев) и раздельным изучением населяющих их комплексов видов (ценофлор, парциальных флор) (Юрцев, 1994). Крайне желательна унификация подходов хотя бы в рамках единого регионального проекта. В любом случае, при повторных обследованиях флоры одного и того же пункта через определенные интервалы необходимо использовать один и тот же подход во избежание грубых искажений (как артефакта методики).

4. Выявление сукцессионного статуса вида, т. е. его места и роли в конкретных сукцессионных рядах и сукцессионной системе в целом (Кучеров, 1995) — очень важный подход к изучению внутриландшафтных позиций вида, требующий, однако, постановки специальных фитоценологических исследований. Ведь на одном и том же типе местоположений (в одном ландшафте) набор и отношения видов могут существенно различаться в зависимости от стадии сукцессии. Соответственно при крупных и быстрых изменениях климата направление и скорость сукцессий конкретных сообществ могут изменяться.

5. В рамках наиболее детальных программ возможно раздельное картирование популяций разных видов растений (например, на основе геоботанической или ландшафтной карты) и затем наложение и сопряженный анализ узоров распределения разных групп видов в данном ландшафте, а также изменений ситуации в разные циклы обследования.

Мониторинг надвидового таксономического и типологического БР

Состав и относительная роль в ландшафте надвидовых тасксонов и различных элементов типологического разнообразия (таких как географические и экологические элементы, жизненные формы (ЖФ) и т. п.), в принципе, могут быть выражены через обобщение (суммирование или объединение) данных по набору и различным характеристикам видов, относящихся к соответствующим надвидовым категориям (которые представляют собой своего рода надстройку над видовым разнообразием). Однако в ряде случаев возможен и целесообразен прямой учет этих категорий, например прямой визуальный учет роли и распределения в ландшафте различных ЖБ (деревьев, кустарников, кустарничков, многолетних трав и т. д.), тем более, что один и тот же вид может быть представлен несколькими жизненными формами (формами роста). Такой учет может вскрыть причины и природу наблюдаемых при мониторинге изменений БР. Так, вымирание всех деревьев — симптом резкого похолодания или аридизации климата, либо экстремальной интенсивности загрязнения среды. При выборе типологических элементов или крупных таксонов для прямого мониторинга приоритет должен быть отдан индикаторным (функциональным в смысле J. Holten (1990)) категориям, находящимся на данной территории вблизи, по крайней мере, одного из своих климатических пределов распространения и потому особо чутко реагирующим на изменения климата.

Вот некоторые примеры.

Арктическая флористическая область (или сходная с ней по своему ареалу тундровая зона) резко отличается от (циркум)бореальной области (сходной во многом по распространению с таежной зоной, или зоной бореальных лесов) практическим выпадением отдела голосеменных, в частности хвойных (вне полосы экотона), определяющего лицо бореальных флор. Подзона высокоарктических тундр тундровой зоны (часто трактуемая как зона полярных пустынь) отличается от всех более южных подзон полным выпадением даже на переувлажненных местообитаниях представителей сем. *Cyperaceae* (родов *Carex* и *Eriophorum*).

Соотношение видового разнообразия таксонов растений высшего ранга (сосудистые растения—листостебельные мхи—напочвенные лишайники) также изменяется в Арктике от подзоны к подзоне. По данным Н. В. Матвеевой (1995), для Таймыра в подзоне южных гипоарктических тундр это соотношение составляет 1.0 : 0.9 : 1.1, в подзоне северных гипоарктических (типичных) — 1.0 : 0.9 : 1.0, в подзоне арктических тундр — 1.0. : 1.5 : 1.8 (перевес бессосудистых споровых уже очевиден), в подзоне высокоарктических тундр (зоне полярных пустынь; Матвеева, 1995) оно достигает максимума — 1 : 2 : 3. При этом обеднение видового состава споровых отмечается лишь в самой северной подзоне, тогда как состав сосудистых — более чуткий индикатор подзональных смен на протяжении всей тундровой зоны.

Чуткий и, можно сказать, ключевой индикатор зональных изменений растительного покрова в Арктике — изменение состава и соотношения представителей различных ЖФ сосудистых растений. С юга на север происходит выпадение сначала деревьев, затем стлаников и кустарников, затем гемипростратных (в первую очередь вечнозеленых) кустарничков, далее — простратных летнезеленых кустарничков, а в последнюю очередь — таковых с подземными корневищами и сильно редуцированной надземной сферой (*Salix polaris*, *S. rotundifolia*) и, напротив, переход представителей различных травянистых ЖФ к подушковидному росту в арктических и высокоарктических тундрах. Очень показательно также изменение формы роста одного и того же вида, например *Salix pulchra* демонстрирует переход от ЖФ 5—6-метровых деревьев (пойменные леса) к ЖФ низкого кустарника и, наконец, простратного кустарничка.

Те же последовательные изменения в пунктах мониторинга будут свидетельствовать о крупных изменениях климата.

Важно учитывать также изменение ценотипа, ценотической роли, стратегии вида. Так, крохотный злак *Phippsia algida* у южных границ тундровой зоны — эксплерент-нитрофил; он же в высокоарктических и отчасти арктических тундрах — массовое растение на плакорных суглинках. Многие другие типично арктические виды появляются у южных границ тундры (в Гипоарктике) лишь на обрывах, галечниках, т. е. в местах с ослабленной конкуренцией. Это иллюстрирует необходимость наблюдений за изменением роли в растительном покрове (включая исчезновение и появление) представителей тех или иных географических элементов флоры, в первую очередь индикаторных, находящихся на данной территории у одного из своих климатических пределов (по теплообеспеченности лета или степени континентальности—океаничности климата). Удачный пример подобного анализа можно найти в работе Holten (1990) по фитогеографии Скандинавии.

Периодичность переисследования биоразнообразия в пунктах мониторинга должна быть установлена эмпирически. Едва ли она может быть меньше (10)20—30 лет. исключая районы интенсивных антропогенных воздействий.

Так, при повторной инвентаризации некоторых конкретных флор Псковской области с интервалом более 30 лет выявились лишь небольшие изменения в составе аборигенных видов (выпадение некоторых раритетов, частично в связи с антропогенным разрушением экотопов) и заметные изменения в составе адвентивной части флоры (Иванова, 1995).

Трехкратная инвентаризация состава и структуры сообществ среднерусской лесостепи в 25-летний период (Нешатаев, 1995), выполненная выборочно-статистическим методом (закладка пробных площадей через 100 м по параллельным ходам), показала существенную мезофитизацию лесных, луговых и степных сообществ, чему способствовала роющая деятельность животных на заповедных участках; к сожалению, исчерпывающей инвентаризации флоры при этом не проводилось. Значительные сдвиги в составе сообществ отчасти могли быть связаны с расположением полигонов для геоботанического мониторинга в зоне лесостепного экотона (на стыке двух зон).

Флоры антропогенных ландшафтов (городов Вятско-Камского края; Ильминских, 1995) за 50—70 лет обновились на 40—70 % и при этом значительно обогатились адвентивными видами (с усилением роли южных, средиземноморских, американских, восточных и континентальных элементов флоры).

Разделы программы мониторинга, требующие специальной разработки

В программу мониторинга БР на уровне ландшафта целесообразно включить также следующие разделы.

1. Особенности мониторинга БР бессосудистых споровых компонентов флоры (как известно, они отличаются, в среднем, намного более обширными ареалами, но сильно дифференцированы по микронишам).

2. Особенности мониторинга БР на антропогенно сильно трансформированных территориях.

3. Обсуждение группой заинтересованных ботаников, недавно проведенное в БИН РАН (серия встреч), привело к заключению о желательности разработки геоботанической подпрограммы мониторинга, тесно сопряженной с флористической, и к первым шагам по ее созданию. Подпрограмма включает 3 раздела: а) мониторинг на уровне сообществ, заложение постоянных пробных площадок в разных сообществах (с необходимой повторностью); б) мониторинг структуры растительного покрова на уровне комбинаций сообществ разного порядка: микро-, мезо-, макрофитоценохор, с крупномасштабным картированием и заложением постоянных полигонов-трансект; в) изучение сукцессионных рядов и сукцессионных систем и их трансформации с учетом того, что в результате крупных изменений климата неизбежна деформация сукцессионных процессов и их трендов (этот уровень близок к уровню конкретных флор, уровню ландшафтов).

Среди перечисленных форм геоботанического мониторинга наиболее эффективным представляется заложение полигонов-трансект через основные элементы ландшафта по градиенту ведущих экологических факторов (таких как увлажнение почвы, миграция почвенных растворов, температурный режим приземного слоя атмосферы и почвы и т. д.). Можно ожидать, что макроклиматические изменения будут сопровождаться существенными сдвигами микроклиматических и почвенных режимов прямодействующих факторов, а следовательно, и перемещением видов по профилю, что ранее всего проявится в экотонных зонах.

Геоботанические методы мониторинга БР (подобные заложению постоянных пробных площадок и трансект) позволяют быстро и точно регистрировать изменения растительности во времени. Однако последние могут отражать не глобальные изменения климата, а всего лишь эндогенные сукцессии. Периодическая аэрофотосъемка и космическая съемка растительности отображают общую перестройку растительного покрова на разных уровнях территориальной размерности (включая ландшафтный). Однако только периодическое наземное флористическое обследование территории ЛФ и КФ с охватом максимального ландшафтного разнообразия экотопов (биотопов) способно отразить временны́е изменения набора видов, населяющих данную территорию, изменения их состояния и ландшафтных позиций. При этом флористические и собственно геоботанические данные взаимодополняют и во многом объясняют друг друга.

Для успешной реализации программы должны быть созданы компьютерные базы данных (БД) (или, точнее, системы БД), разработаны их структура и программное обеспечение (Зверев, 1995). Такая система БД должна иметь двухъярусную структуру, объединяя: а) региональную БД по локальным флорам, с подразделениями для субрегионов (так, БД по ЛФ Азиатской Арктики подразделяется на БД по Западно-Сибирской Арктике, Таймыру, арктической Якутии, Чукотке с единой таксономической основой); б) базы данных по парциальным флорам или сообществам — в том случае, когда для ЛФ такие данные имеются (на той же таксономической и биогеографической основе, что и БД по ЛФ). Последние как раз и будут давать исходный материал для объективной оценки ландшафтных позиций видов, их активности. Должна быть также предусмотрена возможность введения в БД эколого-ценотической характеристики каждого вида в текстовом режиме, а также регистрация состояния флоры по всем ее параметрам в разные временнЫе срезы, с вычислением мер сходства и различия между разными ее состояниями по стандартным показателям.

При отборе изученных ЛФ для включения в сеть пунктов мониторинга (в соответствии с рассмотренными выше критериями) целесообразно следовать кластерному принципу: в сеть в ряде случаев включаются соседние ЛФ, взаимодополняющие в отношении спектра экотопов; наиболее хорошо изученная ЛФ кластера будет базовой, прочие — вспомогательными.

Настоящая работа была поддержана Государственной научно-технической программой «Биологическое разнообразие» (грант № 2.1.42бр) и Российским фондом фундаментальных исследований (грант № 96-04-49779).

ПРИЛОЖЕНИЕ

Паспорт-анкета базовой локальной флоры

1. Стандартное название пункта.
2. Топографическое положение относительно пунктов на карте, привязка к гидросети.
3. Географические координаты.
4. Даты обследования, коллекторы.
5. Размеры обследованного участка.
6. Зона, подзона.
7. Выдел флористического районирования.
8. Характер ландшафта, литологический состав пород.
9. Амплитуда абсолютных высот, преобладающие высоты.
10. Степень представленности флоры в сборах, места хранения коллекции.
11. Степень обработанности сборов.
12. Число видов (подвидов).
13. Библиография (публикация полного списка, интересные находки, данные о флоре в иных публикациях).
14. Мотивировка включения данной ЛФ в сеть мониторинга БР.
15. Автор-составитель.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Зверев А. А. Опыт разработки интегрированной ботанической информационной системы // II совещание «Компьютерные базы данных в ботанических исследованиях», Санкт-Петербург, 17—19 апреля 1995. Тез. докл. СПб., 1995. С. 3.

Иванова Н. М. Метод элементарных (конкретных) флор как база для изучения изменений в составе флоры (на примере некоторых элементарных флор Псковской области) // Совещ. «Факторы таксономического и биохорологического разнообразия». СПб., 1995. С. 35.

Ильминских Н. Г. Флорогенез в условиях урбанизированной среды (на примере городов Вятско-Камского края): Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. СПб., 1993. 36 с.

Ильминских Н. Г. Опыт мониторинга биоразнообразия городских флор России // Совещ. «Факторы таксономического и биохорологического разнообразия». СПб., 1995. С. 37.

Кучеров И. Б. Сукцессионная динамика растительности и ее изучение. Проблема сукцессионного статуса вида // Антропогенная динамика растительного покрова Арктики и Субарктики: принципы и методы изучения. СПб., 1995. С. 115—134.

Матвеева Н. В. Зональные факторы среды и структура растительного покрова тундровой зоны (на примере Таймыра) // Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. СПб., 1995. 48 с.

Нешатаев Ю. Н. Мониторинг биоразнообразия методом выборочно-статистического картографирования (на примере заповедников среднерусской лесостепи) // Совещ. «Факторы таксономического и биохорологического разнообразия». СПб., 1995. С. 54.

Сочава В. Б. Введение в учение о геосистемах. Новосибирск, 1978. 319 с.

Толмачев А. И. К методике сравнительно-флористических исследований. Понятие о флоре в сравнительной флористике. // Журн. Рус. бот. о-ва. 1931. Т. 16. № 1. С. 111—124.

Толмачев А. И. О количественной характеристике флористических областей. М.; Л., 1941. 40 с. (Тр. Сев. базы АН СССР; Вып. 8).

Ценопопуляции растений (основные понятия и структура). М., 1976. 215 с.

Шеляг-Сосонко Ю. Р. О конкретной флоре и методе конкретных флор // Бот. журн. 1980. Т. 65. № 6. С. 761—774.

Экосистемы термальных источников Чукотского полуострова. Л., 1981. 142 с.

Юрцев Б. А. Флора Сунтар-Хаята. Л., 1968. 236 с.

Юрцев Б. А. Некоторые тенденции развития метода конкретных флор // Бот. журн. 1975а. Т. 60. № 1. С. 69—83.

Юрцев Б. А. Координация исследовательских программ разной интенсивности как подход к комплексному изучению биосферы // Изв. АН СССР. Сер. биол. 1975б. № 4. С. 618—623.

Юрцев Б. А. Реликтовые степные комплексы Северо-Восточной Азии. Новосибирск. 1981. 168 с.

Юрцев Б. А. Флора как природная система // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1982. Т. 87. Вып. 4. С. 3—22.

Юрцев Б. А. Флоры и наземные экосистемы // Современные проблемы географии экосистем. Тез. докл. Всесоюз. совещ. М., 1984. С. 33—35.

Юрцев Б. А. Флора как базовое понятие флористики: содержание понятия, подходы к изучению // Теоретические и методические проблемы сравнительной флористики. Л., 1987а. С. 3—28.

Юрцев Б. А. Элементарные естественные флоры и опорные единицы сравнительной флористики // Там же. 1987б. С. 47—66.

Юрцев Б. А. Изучение биологического разнообразия и сравнительная флористика // Бот. журн. 1991. Т. 76. № 3. С. 305—313.

Юрцев Б. А. Эколого-биологическая структура биологического разнообразия и стратегия его учета и охраны // Биологическое разнообразие: подходы к изучению и сохранению. СПб., 1992. С. 7—21.

Юрцев Б. А. О некоторых дискуссионных вопросах сравнительной флористики // Актуальные проблемы сравнительного изучения флор. СПб., 1994. С. 15—33.

Юрцев Б. А., Камелин Р. В. Программы флористических исследований разной степени детальности // Теоретические и методические проблемы сравнительной флористики. Л., 1987. С. 219—241.

Юрцев Б. А., Петровский В. В. Флора окрестностей бухты Сомнительной: сосудистые растения // Арктические тундры острова Врангеля. СПб., 1994. С. 7—66.

Holten J. I. Predicted floristic change and shift of vegetation zones in a coast-inland transect in Central Norway // Effects of climate change on terrestrial ecosystems. NINA Notat 4. 1990. P. 61—77.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 6 XII 1996

SUMMARY

The Biodiversity Convention accepted in 1992 suggests the establishment of biodiversity monitoring, which is necessary both for timely realization of measures for biodiversity conservation and for the recognition of the effect of the global changes of environment on biota. The basic level of the monitoring is that of a landscape. The suggestion is substantiated to use the network of local floras, which were studied by the followers of A. I. Tolmachev in many hundred of localities of the former Soviet Union, for the biodiversity monitoring. The criteria for selection of local floras for monitoring purposes are given along with the scheme for passporting such local floras and the programme of their examination and periodical re-examination. Priority at the creation of such network is given to protected areas and biological stations. The network should be representative of biochorological and landscape diversity of biota.

СООБЩЕНИЯ

УДК 582.572.2

© И. Г. Левичев

О ВИДОВОМ СТАТУСЕ *GAGEA RUBICUNDA* (*LILIACEAE*)

I. G. LEVICHEV. ON THE TAXONOMICAL STATUS OF *GAGEA RUBICUNDA* (*LILIACEAE*)

Обоснована самостоятельность *Gagea rubicunda* Meinsh., редкого для северо-запада европейской части России и Эстонии вида, ранее относимого к синонимам *G. erubescens* (Bess.) Bess. ex Schult. et Schult. fil. или к *G. pusilla* (F. W. Schmidt) Schult. et Schult. fil. Приведено его изображение, описаны особенности онтоморфогенеза и отличия от близких видов.

Более столетия назад K. F. Meinshausen (1878) из окр. Красного Села и пос. Дудергоф (сейчас ж.-д. станция Можайская) близ Санкт-Петербурга описал гусиный лук румяный — *Gagea rubicunda* Meinsh.

Однако в последующих флористических сводках, охватывавших северо-запад европейской части России, этому таксону не придавался видовой статус. Его либо указывали как невыясненный (Шмальгаузен, 1897), либо ставили в синонимы распространенного в лесостепной зоне *G. erubescens* (Bess.) Bess. ex Schult. et Schult. fil. (Федченко, Флеров, 1908; Маевский, 1912; Гроссгейм, 1935; Stroh, 1937), либо отождествляли то с *G. pusilla* (F. W. Schmidt) Schult. et Schult. fil. (Федченко, 1918), то с *G. erubescens* (Pëtersone, 1953; Орлова, 1970, 1981; Бароиня, 1986; Табака и др., 1988), либо не упоминали вообще (Uphof, 1958—1960; Давлианидзе, 1979; Richardson, 1980). Лишь С. В. Юзепчук (1955) привел его во «Флоре Ленинградской области».

Юзепчук специально и неоднократно (но безрезультатно) выезжал на поиски этого растения. В настоящее время, с такой же неиссякаемой энергией каждую весну пытается найти его в окр. Санкт-Петербурга и Н. Н. Цвелев.

Набор гусиных луков во флоре северо-запада невелик: *G. lutea* (L.) Ker-Gawl. и *G. minima* (L.) Ker-Gawl., а в некоторых городских и загородных парках к ним прибавляется *G. granulosa* Turcz. Западнее, в Прибалтийских республиках очень редко встречаются также *G. pratensis* (Pers.) Dumort., *G. arvensis* Dumort. и *G. spathacea* (Hayne) Salisb. Перечисленные виды относятся к другому родству и хорошо отличимы от G. rubicunda. По некоторым сообщениям в начале 1970-х годов, именно последний вид был замечен в парке Павловска, а зоолог Я. И. Старобогатов, хорошо знающий флору, видел его на гребне невысокой известняковой гряды к юго-востоку от возвышенности Дудергоф. Однако на следующий год по этой гряде прошел ранневесенний пал, и огонь уничтожил все живое, а летом гряду снесли, превратив в дорогу. Единственное растение было обнаружено Н. Н. Цвелевым в 1979 г. в огороде одного из жителей станции Можайская. Луковица и прикорневой лист остались в почве, а соцветие стало последним подтверждением существования в районе Дудергофа таксона, описанного Мейнсгаузеном. Оставленная в почве луковица в последующие годы не возобновилась. Других экземпляров близ Дудергофа, Красного Села и Павловска найти и не удалось. Некогда достаточно многочисленное растение исчезло из классического местообитания, по-видимому, окончательно.

О том, что этот таксон ранее можно было отыскать достаточно легко, свидетельствуют сборы разных коллекторов из района Дудергофа (поселка и возвышенности) и расположенного поблизости Красного Села (более 20 листов хранится в LE). В их число входят и многолетние (с 1860-го по 1891 г.) сборы Мейнсгаузена, издававшего эксикаты «Flora Ingrica».

При описании *G. rubicunda* не были указаны признаки, весомо отделяющие этот таксон от *G. erubescens*, чем и объясняется упорное непризнание *G. rubicunda* самостоятельным видом. Лишь профессиональная интуиция подсказала К. Мейнсгаузену, С. В. Юзепчуку и Н. Н. Цвелеву, что в северо-западном регионе существует таксон, требующий изучения. Удостовериться в этом удалось на другом материале, хотя восстановить видовую самостоятельность *G. rubicunda* помогли старые сборы из окр. Дудергофа.

В 1986 г. Г. Ю. Конечная и А. О. Хааре собрали близ деревни Бересье на западном берегу Псковского оз. (Эстония) гусиный лук этого родства и высадили его в парке Ботанического сада Ботанического института им. В. Л. Комарова (БИН) РАН. Именно на этих образцах обнаружено, что после завершения цветения у основания цветоножек формируется группа вегетативных луковичек, чего никогда не наблюдается у *G. erubescens* и у других близкородственных видов. В период цветения никаких намеков на присутствие луковичек в соцветии нет. Это неоднократно проверено в культуре и при посещении деревни Бересье.

После специального просмотра удалось обнаружить луковички в соцветии и на двух гербарных экземплярах в сборах из окр. Дудергофа: «Kühlenwein, 21 V 1850»; «Kühlenwein, 1850» (LE). Все остальные образцы из Дудергофа были собраны в цветущем состоянии, а эти 2 растения успели вступить в более позднюю стадию годового цикла. Гусиные луки редко собирают после окончания цветения, так как их трудно заметить в поднявшемся травостое без привлекающих внимание ярко желтых цветков-звездочек. Этим и объясняется, почему столь существенная особенность не была включена Мейнсгаузеном в его описание и не отмечалась всеми другими исследователями.

Совокупность вышеизложенного позволила отождествить гусиный лук, обитающий на берегу Псковского оз., с протологом и автентиками *G. rubicunda* Meinsh., восстановить статус последнего и дополнить описание этого вида (см. рисунок, *1*).

G. rubicunda Meinsh. 1878, Fl. Ingrica: 352, emend. Levichev, h. l.; Юзепчук, 1955, Фл. Лен. обл. 1 : 239. — *G. erubescens* (Bess.) Bess. ex Schult. et Schult. fil.: Гроссг. 1935, Фл. СССР, 4 : 79, p. p., quoad pl. bor.-occid.

Bulbilli vegetativi subglobosi pauci in statu juvenili ad bulbi basin, in statu generativo in inflorescentia ad pedicelli basin congesti, post anthesin tantum conspicui. Caulis sectione quadrangularis. Folium radicale 1, sectione angulatum. Alabastra nutantia. Pedicelli post anthesin divaricati. Capsula perigonii phyllis plus quam duplo brevior. Semina teretia, abortiva, saepe omnino desunt.

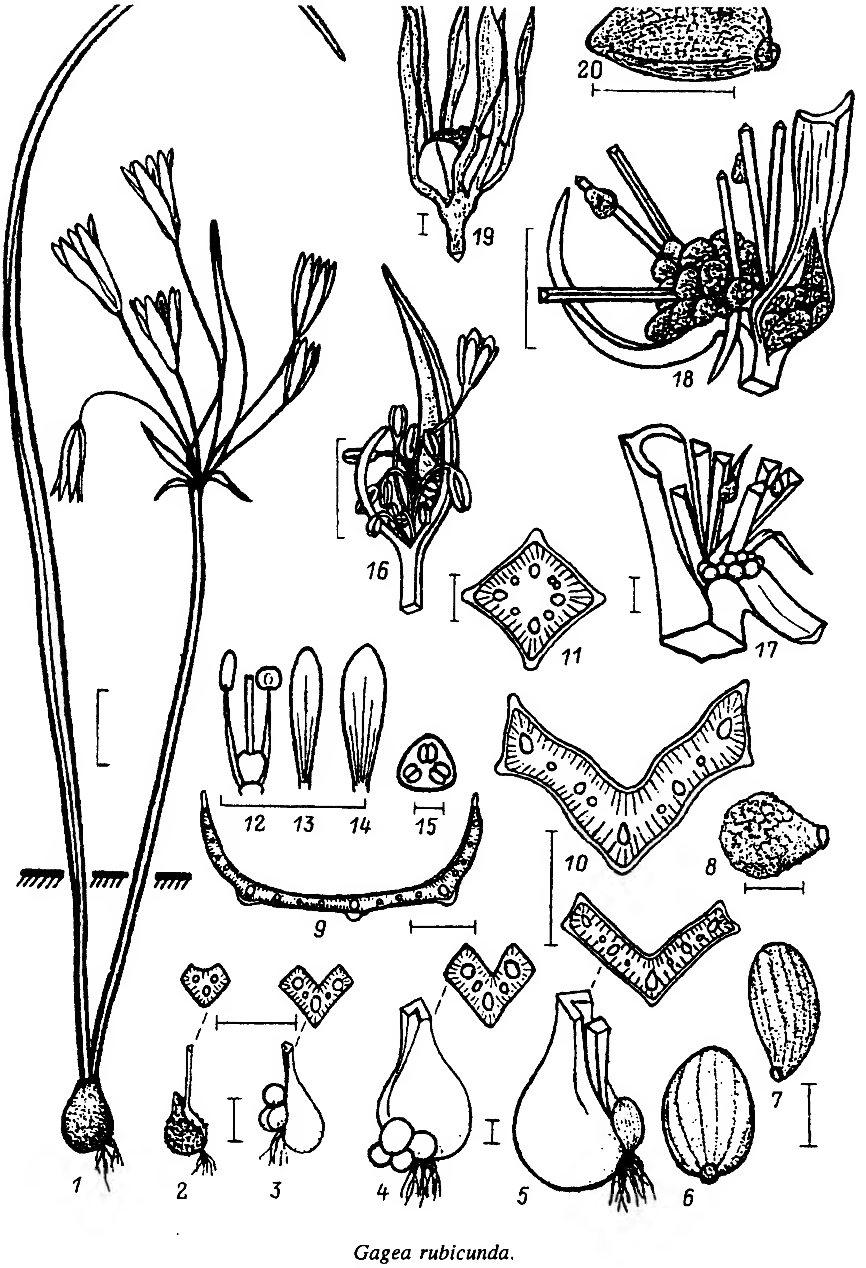
Lectotypus (Levichev, h. l.): «Herbarium Fl. Ingricae. 657. *Gagea rubicunda* Meinsh. (*G. stenopetala* Fl. Ingr.). In agrisi cultis et hortis oleraceiscircam. Duderhof passim. Juno 1872. Cent. X. Meinshausen» (LE).

Affinitas. A *G. erubescente* (Bess.) Bess. ex Schult. et Schult. fil. et *G. praeciosa* Klok., bulbillis in inflorescentia congestis, seminibus nullis differt.

В ювенильной стадии у основания луковицы образуется группа немногочисленных округлых луковичек; в генеративной стадии вегетативные луковички располагаются в соцветии у основания цветоножек и становятся заметными только после окончания цветения. Стебель в сечении четырехугольный. Прикорневой лист один, в сечении угловатый. Бутоны поникающие. Цветоножки после цветения растопыренные. Коробочки менее половины длины листочков околоцветника. Семена вальковатые, недоразвиты, часто совсем отсутствуют.

Лектотип (Левичев, h. l.): «Гербарий флоры Ингерманландии. 657. *Gagea rubicunda* Meinsh. (*G. stenopetala* Fl. Ingr.). На полях и огородах близ возвышенности Дудергоф, рассеяно. Июнь, 1872. Центурия 10. Мейнсгаузен» (LE).

Родство. От *G. erubescens* (Bess.) Bess. ex Schult. et Schult. fil. и *G. praeciosa* Klok. отличается наличием группы луковичек в соцветии и отсутствием семян.



Gagea rubicunda.

1 — общий вид цветущего растения; *2—5* — луковицы однолетнего (*2*), двулетнего (*3*), трехлетнего (*4*), имматурного (*5*) растений и поперечное сечение их прикорневых листьев (*2* — присутствует прошлогодняя оболочка вегетативной луковички, *3—5* — сухие оболочки луковицы удалены); *6, 7* — базальная луковичка: *6* — вид со стороны прикрепления, *7* — вид сбоку; *8* — вегетативная луковичка ювенильного растения; *9—11* — поперечные срезы: *9* — нижнего стеблевого листа, *10* — прикорневого листа, *11* — стебля; *12* — тычинки и пестик (правый пыльник вскрывшийся); *13, 14* — листочки околоцветника: *13* — внутренний, *14* — наружный; *15* — поперечный срез завязи; *16* — соцветие в стадии бутонизации; *17, 18* — основание цветоножек: *17* — после завершения цветения, *18* — в конце вегетации; *19* — плод; *20* — семя. Масштабная линейка: *1, 12—14, 16, 18* — 1 см; *2—11, 15, 17, 19,20* — 1 мм.

Обнаружился еще 1 гербарный образец гусиного лука этого вида с луковичками в соцветии, собранный к юго-востоку от двух упомянутых выше пунктов: «Окр. Твери, пустырь близ кирпичного завода, 5 V 1927, № 74» (LE); сборы (как *G. erubescens*) из района Красного Села, Пскова (Орлова, 1970, 1981) и Ярославля; несколько популяций указываются в долине Даугавы (Бароння, 1986; Табака и др., 1988). Перечисленные сборы без луковичек в соцветии. Но эти образцы не могут быть отождествлены с каким-либо другим, кроме *G. rubicunda*, видом (как уже подчеркивалось выше, в период цветения луковички в соцветии еще не образуются). Очерчивается довольно компактный, широтно ориентированный ареал, который даже только по трем достоверным местообитаниям восстанавливаемого вида позволяет связать его с опушками или культивируемыми угодьями в зоне контакта смешанных лесов и южной тайги на западе европейской части России и в Прибалтийских республиках.

Многолетние наблюдения за *G. rubicunda*, культивируемым в живой коллекции рода (Ботанический сад БИН РАН), позволили установить ряд интересных биологических особенностей. Общая продолжительность жизни отдельной особи не велика — 5—9(?) лет. Ювенильная стадия длится 2—3(4) года; имматурная — 1 год или вовсе отсутствует; генеративная — 3—4(?) года.[1]

Способность к вегетативному размножению у *G. rubicunda* меняется в течение онтогенеза: у растений 1-го года жизни, как практически и у всех представителей рода, вегетативного размножения не происходит (см. рисунок, *2*). На 2-й год у основания луковицы образуются 1—2 небольшие округлые луковички, а на 3—4-й год число луковичек возрастает (см. рисунок, *3*, *4*).

Со вступлением растения в генеративную стадию образование вегетативных луковичек в почве прекращается, но зато они образуются в соцветии у основания цветоножек (см. рисунок, *17*, *18*). Число их колеблется в пределах десятка, постепенно увеличиваясь, а у старых по возрасту экземпляров может достичь 20—30. Нередко у части луковичек бурая оболочка раскалывается, и из разрывов выпячивается не защищенная покровом белая ткань луковички. Это дополнительное увеличение объема запасающих тканей луковички происходит, вероятно, в благоприятные сезоны отсутствия периода летней засухи.

Имматурная (переходная от ювенильной к генеративной) стадия у *G. rubicunda* проявляется не всегда. Как это свойственно большинству представителей рода, стадия эта очень коротка (не более 1 года), и отличить ее от стадии цветения (если формируется соцветие) довольно сложно. Хорошо идентифицируется имматурная стадия, когда соцветие неразвито.[2] Тогда у основания короткого (недоразвитого) стебля, как и у ювенильных особей (см. рисунок, *4*, *8*), формируется группа темно-серых, шероховатых луковичек. В случае развития стебля и субтильного соцветия, немногочисленная группа луковичек формируется над почвой в пазухе стеблевых листьев, а у основания стебля (в почве) развивается единственная, базальная, серовато-бурая, со слабо выраженными ребрышками луковичка достаточно характерной формы (см. рисунок, *5*, *6*, *7*). Базальная (т. е. развивающаяся непосредственно в пазухе второго, в данном случае — редуцированного, прикорневого листа) луковичка прижата к верхней части материнской луковицы, сплюснута и имеет нижнее прикрепление. Таким образом, в зависимости от степени формирования стебля и соцветия, специфически имматурный тип вегетативного размножения — одиночная базальная луковичка характерной, сжатой сверху формы — у *G. rubicunda* может наблюдаться не у каждой особи.

Большая часть сборов *G. rubicunda* представлена относительно крупными (20—25 см выс., прикорневой лист — до 30 см) растениями. Количество цветков у сенильных экземпляров может доходить до 17. При этом цветоножки не выходят строго из одной точки, а несколько раздвинуты, и луковички у их основания не всегда образуют монолитную группу (см. рисунок, *17*, *18*).

---

[1] Для многих других представителей рода также характерна подобная, или немного бóльшая, продолжительность жизни.

[2] Для всех представителей рода *Gagea* в имматурном состоянии характерно неполное формирование соцветия: оно либо слабо развито (обычно 1—2(3)-цветковое), либо соцветие отсутствует, но имеется более или менее короткий стебель с 1—2 (или больше) стеблевыми листьями. В этот переходный период развития особи вегетативное размножение может осуществляться по-разному: 1) в полном соответствии с особенностями вегетативного размножения ювенильной стадии; 2) происходит формирование вегетативных органов по типу генеративной стадии; 3) совмещаются некоторые особенности из каждой стадии; 4) наблюдается оригинальный, свойственный только этой стадии, тип вегетативного размножения. Для всех представителей рода тип вегетативного размножения в имматурной стадии, равно как и последовательность смены типов размножения в этих трех стадиях, специфичны и часто имеют диагностическое значение.

Крупные размеры — первое, что отличает *G. rubicunda* от более субтильного, обитающего по опушкам лесостепи в Румынии, Молдавии, на Украине и по югу Европейской России вида *G. erubescens*.[3] Крупные размеры растений из Дудергофа позволили A. Pascher, серьезно изучавшему род *Gagea* в 1903—1907 гг., оставить на одном из гербарных листов запись: «*G. erubescens* f. *hypertrophica*». Но одновременно с крупными экземплярами на листе могут присутствовать и невысокие (8—12 см), обычно молодые растения.[4] Крупные размеры не могут служить достаточным систематическим признаком, поскольку они могут быть как особенностями возраста, так и результатом особенностей обитания (на большинстве этикеток *G. rubicunda* отмечено, что собран он на «пашнях и огородах»). Но в целом *G. rubicunda* — более крупное растение, что сближает его с другим видом этом родства — *G. praeciosa* Klok. Последний — гусиный лук пышный — описан М. В. Клоковым (1950) как относительно более мощный и многоцветковый вид, распространенный к северу от ареала *G. erubescens*, в бассейне р. Десна и близ Киева (Бордзіловський, 1950) и, следовательно, южнее ареала *G. rubicunda*. У *G. praeciosa*, как и у *G. rubicunda*, цветоножки при плодах не загибаются книзу, а в имматурной стадии также формируется сжатая базальная луковичка, но она темно-коричневого цвета, усыпана мелкими бородавочками (напоминает железистые конкреции). У *G. erubescens* вегетативные луковички очень схожи, округлые, без уплощенной базальной; цветоножки при плодах с характерным отгибом книзу. От *G. erubescens* морфологически неотличимы *G. inflexa* Lindem., а также распространенные в восточной части ареала *G. erubescens* виды *G. reflexa* Czern., *G. pineticola* Klok. и *G. cretacea* Sukacz. Для трех последних таксонов характерны более короткие (на 1—2 мм) листочки околоцветника.

По общности габитуса и совокупности признаков *G. erubescens*, *G. praeciosa* и *G. rubicunda* образуют естественную группу родства (Ser. *Erubescentes* Levichev, ined.) с широтно викарными в пределах Восточной Европы ареалами (от лесостепи до южной тайги).

Из числа вышеперечисленных родственных видов *G. rubicunda* обитает в наиболее суровых экологических условиях, полноценных семян не образует (вероятно триплоид) и размножается только вегетативным путем. Семена обычно не формируются вообще, а если 1—2 семени разовьются в коробочке, то они всегда недоразвиты и всходов не дают. Недоразвитием семезачатков вероятно объясняется и продолжительный (по сравнению с другими представителями рода) период цветения. Судя по этикеткам, это апрель—июнь. В культуре отмечено, что каждый цветок *G. rubicunda* раскрыт 5—10 и более дней. Другим следствием бессемянности является отсутствие свойственного этой группе родства изгиба цветоножек. Для *G. erubescens* это характернейший признак: цветоножки бутонов, а после цветения — и коробочек, дуговидно (на 180°) изгибаются книзу. У *G. rubicunda* характерно изогнуты цветоножки в период бутонизации (см. рисунок, *16*). После цветения, и позже, при высохших коробочках, цветоножки все так же ориентированы вверх и в стороны, но иногда, если в коробочке завязались 1—2 семени (хоть они и не развиты нормально), некоторая дуговидная отклоненность цветоножки наблюдается (см. рисунок, *1*).

G. rubicunda — особо редкий, исчезающий эндемик северо-запада европейской части России. Его известная на сегодня численность не превышает 30—35 экземпляров. Общая численность (даже если во всех остальных перечисленных популяциях также окажется *G. rubicunda*) будет чрезвычайно низкой (около 100—200 экземпляров). Этот вид обязательно должен быть включен в Красные книги (разных рангов) и требует применения самых действенных мер охраны. В течение десятка лет не без труда удается поддерживать его численность в живой коллекции. Численность сохраняется на одном уровне, хотя уход, прополка и подсев новых луковичек производится регулярно. В природных же популяциях вид не более жизнеспособен: в окр. Дудергофа и Красного Села он давно не наблюдается, о состоянии популяции близ Твери ничего не известно, а близ дер. Бересье его популяция крайне малочисленна (около 20—25 экз.) и может исчезнуть в одночасье, так как расположена вдоль границы песчаного карьера.

---

[3] У *G. erubescens* встречаются отдельные (скорее всего, сенильные) экземпляры, значительно превосходящие по размерам среднестатистические образцы.

[4] Для всех представителей рода *Gagea* характерно увеличение общих размеров и размеров всех органов в каждом из последующих годовых циклов. Особенно ярко это проявляется на первых 2—3-х годах генеративной стадии.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (грант № 96-04-48264).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Баронина В. Gagea erubescens // Хорология флоры Латвийской ССР. Перспективные для охраны виды растений. Рига, 1986. С. 32.

Бордзіловський Э. І. Родина *Liliaceae* // Флора УРСР. Київ, 1950. Т. 3. С. 61—266.

Давлианидзе М. Т. Род *Gagea* Salisb. // Флора Европейской части СССР. Л., 1979. Т. 4. С. 220—231.

Гроссгейм А. А. Род *Gagea* Salisb. // Флора СССР. Л., 1935. Т. 4. С. 61—112, 734—738. Рис. 6—9, 44.

Клоков М. В. Gagea praeciosa Klok. // Флора УРСР. Київ, 1950. Т. 3. С. 405.

Маевский П. Флора Средней России. М., 1912. 731 с.

Орлова Н. И. Сем. *Liliaceae* // Конспект флоры Псковской области. Л., 1970. С. 52—55.

Орлова Н. И. Сем. *Liliaceae* // Определитель высших растений северо-запада европейской части РСФСР (Ленинградская, Псковская и Новгородская обл.). Л., 1981. С. 119—123.

Табака Л., Гаврилова Г., Фатаре И. Флора сосудистых растений Латвийской ССР. Рига, 1988. 195 с.

Федченко Б. А. Весенняя флора Петрограда. Пг., 1918. 58 с.

Федченко Б. А., Флеров А. О. Флора Европейской России. Иллюстрированный определитель дикорастущих растений Европейской России и Крыма. СПб., 1908. Ч. 1. 286 с.

Шмальгаузен И. Флора Средней и Южной России, Крыма и Северного Кавказа. Киев, 1897. Т. 2. 752 с.

Юзепчук С. В. Сем. *Liliaceae* // Флора Ленинградской области. Л., 1955. Вып. 1. С. 237—246.

Meinshausen K. F. Flora Ingrica oder Aufzählung und Beschreibung der Blütenpflanzen und Gefäss-Cryptogamen des gouvernements St. Petersburg. St. Petersburg, 1878. 512 S.

Pētersone A. Liliiflorae // Latvijas PSA flora. Riga, 1953. T. 1. P. 324—396.

Richardson I. B. K. Gagea Salisb. // Flora Europaea. Cambridge, 1980. T. 5. P. 26—28.

Stroh G. Die Gattung *Gagea* Salisb. // Beih. Bot. Centralbl. 1937. Bd 57. B. S. 485—520.

Uphof J. C. Th. A review of the genus *Gagea* Salisb. // Herbertia. Plant Life. 1958. Vol. 14. N 1. P. 124—132; 1959. Vol. 15. N 1. P. 151—161; Amaryllis. Plant Life. 1960. Vol. 16. N 1. P. 163—176.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 4 XI 1996

SUMMARY

Gagea rubicunda Meinsh. that up to date was considered as *G. erubescens* (Bess.) Bess. ex Schult. et Schult. fil. or *G. pusilla* (F. W. Schmidt) Schult. et Schult. fil. is reestablished. The picture of this species rare for the North-Western part of Russian and Estonia is presented and its ontomorphogenesis as well as distinguishing features are described.

УДК 582.471 : 581.3 Бот. журн., 1997 г., т. 82, № 6

© Л. У. Склонная, И. А. Ругузов

ОСОБЕННОСТИ РАЗВИТИЯ ЖЕНСКОЙ РЕПРОДУКТИВНОЙ СФЕРЫ *TAXUS BACCATA* (*TAXACEAE*) В КРЫМУ

L. U. SKLONNAYA, I. A. RUGUZOV. FEATURES OF DEVELOPMENT OF THE FEMALE REPRODUCTIVE SPHERE IN *TAXUS BACCATA* (*TAXACEAE*) GROWN IN THE CRIMEA

Приведены данные о развитии женской генеративной сферы у *Taxus baccata*. Детально описано формирование семяпочки и женского гаметофита. Начало последнему может дать любая клетка тетрады, но чаще женский гаметофит формируется из халазальной мегаспоры. Около 3 % семяпочек содержат 2 женских гаметофита. В отличие от остальных хвойных растений у *T. baccata* женский гаметофит в своем развитии проходит только 2 стадии: свободных ядер и клеточную. Альвеолярная стадия выпадает. В микропилярной части клеточного гаметофита дифференцируются архегониальные инициали. При развитии архегония происходит 1 дифференцирующий митоз. Зрелый архегоний несет 2-клеточную шейку и крупную яйцеклетку, окружен слабо дифференцированными клетками обкладки. Как правило, архегонии расположены одиночно, но иногда образуют группу из 2—3 архегониев.

Изучение женской генеративной сферы у видов *Taxaceae* было начато еще в прошлом веке (Hofmeister, 1851; Strasburger, 1879, 1904; Jäger, 1899) и продолжается до сегодняшнего дня. Этому вопросу посвящено большое число работ, выполненных как на светооптическом, так и на электронно-микроскопическом уровнях. Тем не менее многие вопросы остаются не выясненными до конца и в настоящее время. Нет единого мнения о пути формирования женского гаметофита и архегония. Цель настоящего исследования — изучение развития женской репродуктивной сферы у тиса ягодного при особом внимании к формированию женского гаметофита и архегония.

Метериалы и методика

Объектом исследований послужил тис ягодный *Taxus baccata* L. Материал для эмбриологических исследований собирали в арборетуме Никитского ботанического сада, в Бахчисарайском р-не в окр. с. Малосадовое. Собранные образцы фиксировали смесью Карнуа (6 : 3 : 1) и фиксатором FAA. Постоянные перпараты готовили по общепринятой в цитоэмбриологии методике (Паушева, 1980). Толщина срезов — 15—20 мкм. Препараты окрашивали метиловым зеленым — пиронином по Унна с подкраской алциановым синим. Анализ препаратов проводили на микроскопе Jenaval. Рисунки выполнены с помощью рисовального аппарата РА-4.

Результаты и их обсуждение

T. baccata в Крыму представлен двудомными особями. По специфике развития аксилярного комплекса и морфологии можно выделить 3 типа побегов. Генеративные побеги (мужские и женские) развиваются из латеральных почек побегов I, II, III порядков. Аксилярный комплекс генеративного побега представлен хвоей и брахибластом с микро- или мегастробилом. Вегетативные побеги развиваются из терминальных почек побегов I, II, III порядков. Аксилярный комплекс вегетативного побега представлен хвоей и латеральной почкой, боковое положение которой обусловлено интеркалярным ростом и осевым сдвигом. Генеративно-вегетативные (смешанные) побеги развиваются из терминальных почек побегов I, II, III порядков. Аксилярный комплекс смешанных побегов в их нижней трети развивается по типу генеративного, а в остальной части — по типу вегетативного побега. Развитие генеративных побегов хорошо изучено морфогенетически, гистологически и цитологически (Lose, 1965; Георгиев, 1985), поэтому мы не будем на этом останавливаться подробно. Генеративные побеги женских деревьев отличаются непродолжительным периодом роста, достигают 2.9 см дл. и несут 23 зеленых листа. Апикальная меристема брахибласта формирует семяпочку. В субэпидермальном слое меристемы генеративного побега дифференцируются несколько клеток, выделяющихся крупными размерами, большим хорошо окрашивающимся ядром и плотной цитоплазмой. Эти клетки делятся периклинально и дают начало археспориальным и париетальным клеткам. Последние многократно делятся и формируют нуцеллус. Археспориальные клетки располагаются на халазальном конце семяпочки. В это время их очень трудно отличить от соседних клеток нуцеллуса. Очевидно поэтому Г. Н. Георгиев (1985) пишет, что он не наблюдал археоспоральных клеток, которые становились заметными в халазальной части нуцеллуса только в период опыления. Нами отмечена дифференциация спорогенных клеток у этого вида уже после опыления. Они отличались от соседних клеток нуцеллуса бóльшими размерами, интенсивно окрашенным ядром с 1—2 ядрышками и плотной цитоплазмой.

На значительном расстоянии от верхушки нуцеллуса периклинально делятся клетки эпидермального и субэпидермального слоев, давая начало интегументу. Последний вначале представлен двумя противоположно расположенными серповидными бугорками у основания нуцеллуса. Но, как было отмечено еще R. Florin (1948), иногда у видов *Taxus* могут формироваться 3—4 таких бугорка. Интегумент быстро растет и вскоре образует единую кольцеобразную (на срезе) структуру, которая формирует интегумент зрелой семяпочки. Ко времени опыления интегумент состоит из 5—7 рядов клеток. Как правило, к ноябрю семяпочка уже сформирована, но продолжает медленно расти до апреля, т. е. до момента опыления. Как было отмечено ранее другими исследователями (Dupler, 1917; Sterling, 1948), а в это время благодаря многократному делению эпидермальных клеток нуцеллуса формируется нуцеллярный колпачок. Клетки нуцеллярного колпачка характеризуются плотной цитоплазмой и интенсивно окрашивающимся ядром с 1—2 ядрышками. Очевидно, именно эти клетки в период опыления вырабатывают секрет, который заполняет микропилярный канал и образует опылительную каплю на его верхушке. Ко времени опыления нуцеллус дифференцирован на базальную и апикальную зоны. Первая состоит из небольших клеток с интенсивно окрашивающимся ядром с ядрышком. Апикальная зона содержит более крупные клетки, бóльшую часть объема которых занимает крупная вакуоль; ядро окружено плотной цитоплазмой и расположено в базальной части клетки. В халазальной части нуцеллуса видна группа больших клеток с крупным интенсивно окрашивающимся ядром и вакуолизированной цитоплазмой. Эта группа спорогенных клеток окружена 2—3 рядами мелких клеток, которые, судя по структуре ядра и цитоплазмы, являются меристематическими. Они служат границей между нуцеллусом и спорогенной тканью.

У *T. baccata*, как и у других представителей сем. *Taxaceae* (Florin, 1948), семяпочка расположена терминально на прямой оси, в то время как у остальных представителей хвойных атропная семяпочка расположена терминально на латеральных мегаспорофиллах (Florin, 1938).

В Крыму у *T. baccata* от закладки семяпочки до опыления проходит 9 мес (июль—апрель). После опыления одна или несколько спорогенных клеток дифференцируются в мейоциты. Последние выделяются крупными размерами, большим хорошо окрашивающимся ядром и плотной цитоплазмой, в которой ниже ядра заметно плотное образование (рис. 1). Как показали ультраструктурные исследования (Konar, Moitra, 1980), эти плотные образования состоят из митохондрий и пластид, которые связаны с липидными каплями. Установлено, что для материнской клетки мегаспор *T. baccata* характерна сложная структура клеточной оболочки, лишенной плазмодесм (Pennell, Bell, 1987).

В процессе созревания мейоцита ядро перемещается в микропилярную часть клетки, ниже ядра расположена крупная вакуоль. В нескольких семяпочках мы наблюдали образование 2—3 материнских клеток мегаспор, но делящейся видели только одну из них. Большинство исследователей (Strasburger, 1879; Jäger, 1899; Dupler, 1917; Sterling, 1948; Георгиев, 1985) считают, что у видов рода *Taxus* дифференцируются несколько материнских клеток мегаспор, но W. C. Coker (1904) утверждал, что у *T. baccata* всегда формируется одна материнская клетка мегаспор.

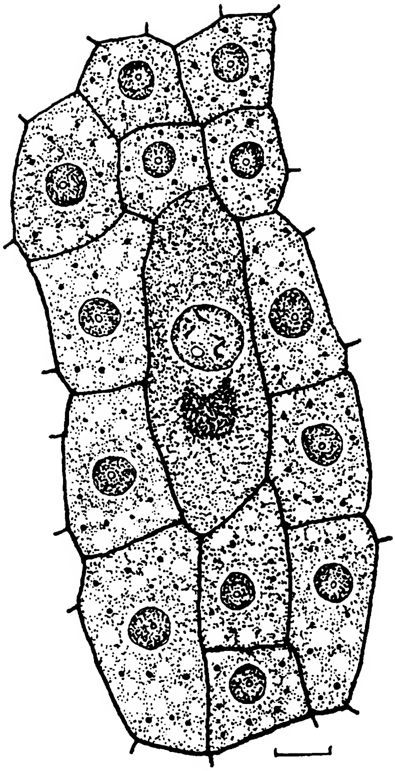


Рис. 1. Материнская клетка мегаспор, окруженная спорогенными клетками.

Масштабная линейка — 10 мкм.

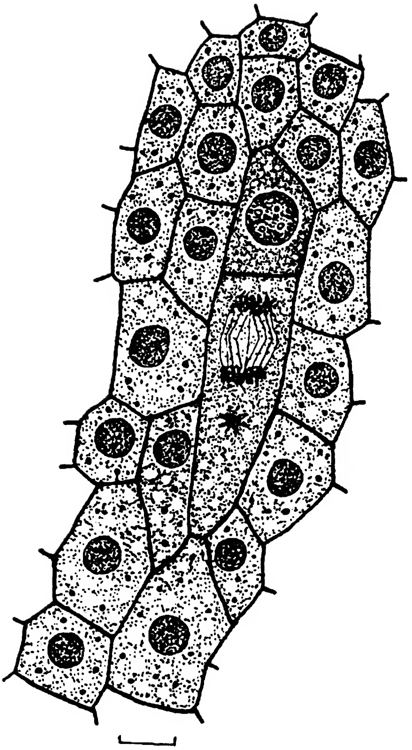


Рис. 2. Диада мегаспор, окруженная клетками губчатой ткани.

Масштабная линейка — 10 мкм.

Мы не можем согласиться с мнением Coker, но полагаем, что в большинстве семяпочек мейотически делится только одна материнская клетка мегаспор. Детальное описание формирования мегаспор у *T. baccata* было сделано еще вначале века (Coker, 1904; Strasburger, 1904). Позже этот процесс подробно был описан и у других представителей рода *Taxus* (Dupler, 1917; Sterling, 1948). В общих чертах у всех представителей тисовых этот процесс протекает одинаково, поэтому мы не будем детально останавливаться на характеристике мегаспорогенеза. Отметим только, что все исследователи считают, что после первого деления материнской клетки мегаспор образуется диада (рис. 2). Относительно дальнейшего развития семяпочки мнения ученых разделились. Одни исследователи (Hofmeister, 1851; Strasburger, 1879) полагают, что делится только нижняя клетка диады и формируется триада мегаспор, другие наблюдали синхронное деление обеих клеток диады с образованием линейной или Т-образной тетрады мегаспор (Coker, 1904; Dupler, 1917). L. Jäger (1899) у *T. baccata* и C. Sterling (1948) у *T. cuspidata* Siebold et Zucc. ex Endl. наблюдали развитие как триады, так и тетрады мегаспор. Мы никогда не видели триад мегаспор, а только линейные (рис. 3), Т-образные или Г-образные (рис. 4) тетрады мегаспор. Иногда клетки диады делились асинхронно (рис. 2), но в конечном итоге всегда формировалась тетрада мегаспор. Возможно, что при асинхронном делении клеток диады исследователи наблюдали триаду мегаспор. Если учесть асинхронность развития семяпочек даже в пределах одного дерева, когда при одной фиксации можно наблюдать дифференциацию материнской клетки мегаспор и ее деление, диаду, деление клеток диады, тетраду и начальные стадии развития женского гаметофита, то вполне можно объяснить столь разноречивые данные относительно числа мегаспор.

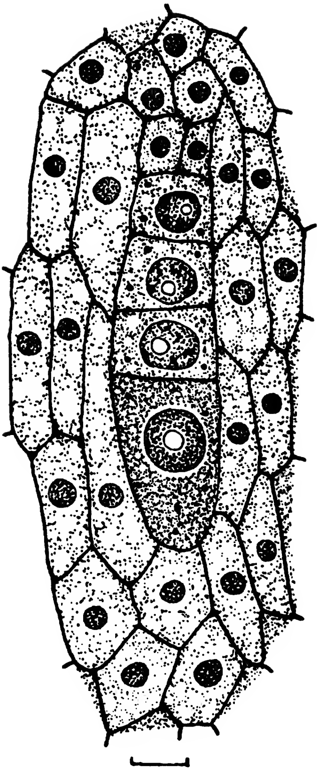


Рис. 3. Линейная тетрада мегаспор, окруженная клетками губчатой ткани.

Масштабная линейка — 10 мкм.

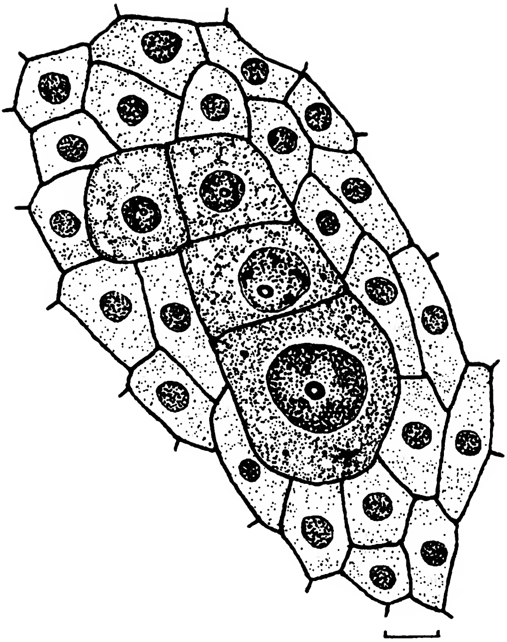


Рис. 4. Г-образная тетрада мегаспор, окруженная клетками губчатой ткани.

Масштабная линейка — 10 мкм.

Электронномикроскопические исследования (Pennell, Bell, 1987) показали, что митохондрии и пластиды находятся в основном в халазальной клетке диады. После второго деления материнской клетки мегаспор большинство митохондрий и пластид концентрируются в халазальной мегаспоре, а липиды наблюдаются во всех клетках тетрады. Последние разделены клеточными стенками, состоящими из 3 слоев: двух плотных слоев и между ними центрального электронно-прозрачного.

Сразу же после образования тетрады мегаспор халазальная спора начинает расти (рис. 3, 4). Когда ее объем увеличивается в 3 раза, ее ядро делится. В это время в остальных клетках тетрады заметны признаки дезинтеграции. Иногда все клетки тетрады увеличиваются, но, как правило, только халазальная мегаспора формирует гаметофит.

В некоторых семяпочках мы наблюдали образование двух гаметофитов. Всегда один из них был более развит. Иногда в семяпочках гаметофиты располагались друг над другом, и можно предположить, что их сформировали мегаспоры одной тетрады. Гаметофиты, лежащие рядом, по-видимому, сформированы мегаспорами разных тетрад. Около 3 % просмотренных нами семяпочек имели по 2 гаметофита. Развитие двух гаметофитов в одной семяпочке наблюдали почти все исследователи, изучавшие эмбриологию видов рода *Taxus* (Hofmeister, 1851; Jäger, 1899; Coker, 1904; Strasburger, 1904; Sterling, 1948; Георгиев, 1985). A. W. Dupler (1917) описал формирование в одной семяпочке от 1 до 5 гаметофитов, находящихся на разных стадиях развития.

На ранних стадиях развития женского гаметофита ядра расположены в центре клетки и окружены цитоплазмой, в которой видны мелкие вакуоли (рис. 5). На стадии 8—16 ядер мелкие вакуоли сливаются, формируя большую центральную вакуоль.

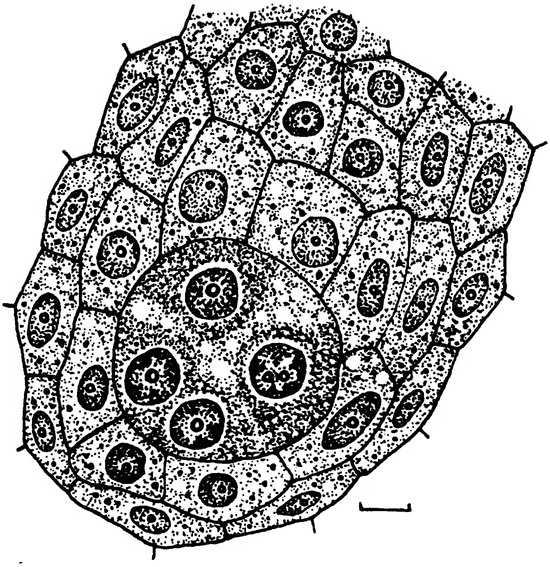


Рис. 5. 4-ядерный женский гаметофит, окруженный клетками губчатой ткани. Масштабная линейка — 10 мкм.

Цитоплазма с расположенными в ней ядрами оттесняется к периферии (рис. 6). Здесь продолжается синхронное деление ядер. Как правило, до образования клеточных перегородок между ядрами проходит 8 митозов и образуется 256 ядер. Пристенный слой цитоплазмы с расположенными в ней ядрами занимает около 20 % объема гаметофита.

Такое развитие женского гаметофита на стадии свободных ядер характерно для всех изученных на сегодняшний день хвойных растений (Singh, 1978). Главное отличие между видами хвойных заключается в числе митозов и, соответственно, образовавшихся ядер.

Женский гаметофит на стадии свободных ядер окружен клетками губчатой ткани. У *T. baccata* она развита слабо, быстро дезинтегрируется и поглощается растущим гаметофитом. У некоторых представителей сем. *Taxaceae* губчатая ткань совсем отсутствует. Это виды родов *Austrotaxus* (Saxton, 1934), *Torreya* (Coulter, Land, 1905) и *Taxus cuspidata* (Sterling, 1948).

По завершении последнего митоза между ядрами формируются клеточные перегородки. В конце прошлого века для некоторых хвойных растений этот процесс был детально описан (Sokolowa, 1890). С того времени считается, что у хвойных развитие женского гаметофита содержит 3 стадии: свободных ядер, альвеолярную и клеточную. Подробное описание альвеолярной стадии развития женского гаметофита в большинстве работ, как правило, отсутствует, а приводится только ссылка на работу C. Sokolowa (1890).

При изучении женского гаметофита *T. baccata* мы обратили внимание, что у этого вида формирование клеточного гаметофита несколько отличается от такового у представителей сосновых и кипарисовых (Склонная, Ругузов, 1992). Детальное исследование этого процесса показало, что у *T. baccata* альвеолярная стадия развития выпадает. Альвеолы не образуются, а сразу же формируются настоящие клетки. Последние расположены на периферии и характеризуются интенсивно окрашивающимся ядром и вакуолизированной цитоплазмой, в которой видны крахмальные зерна (рис. 7). Клеткообразование идет центростремительно. В клетках мелкие вакуоли сливаются. Ядро занимает пристенное положение (рис. 8). Постепенно клетки заполняют всю полость гаметофита, после чего каждая клетка делится с образованием

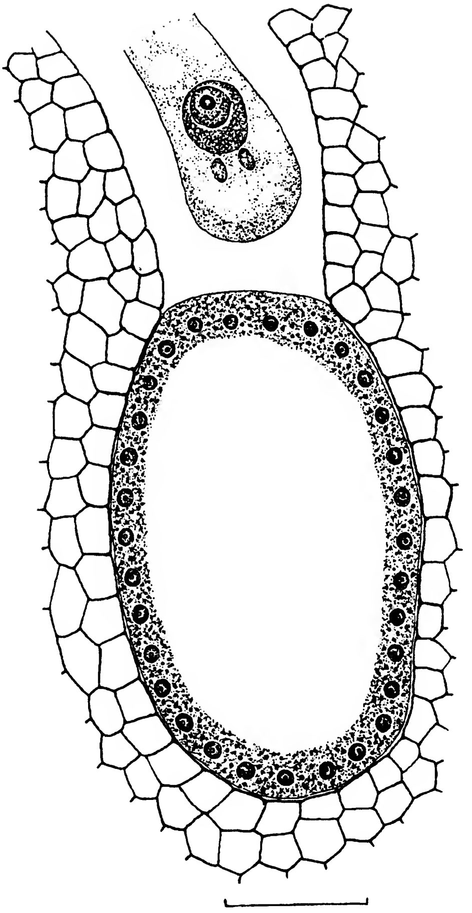


Рис. 6. Женский гаметофит на стадии свободных ядер.

Пыльцевая трубка с базальной клеткой. Масштабная линейка — 100 мкм.

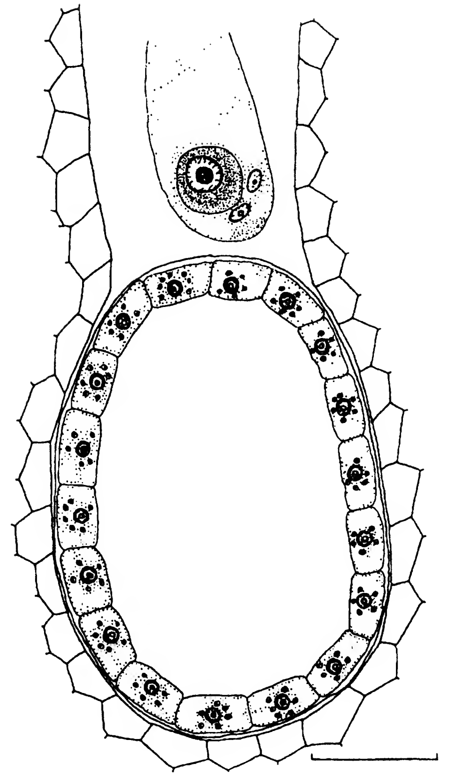


Рис. 7. Клеточный женский гаметофит на ранней стадии развития.

Масштабная линейка — 100 мкм.

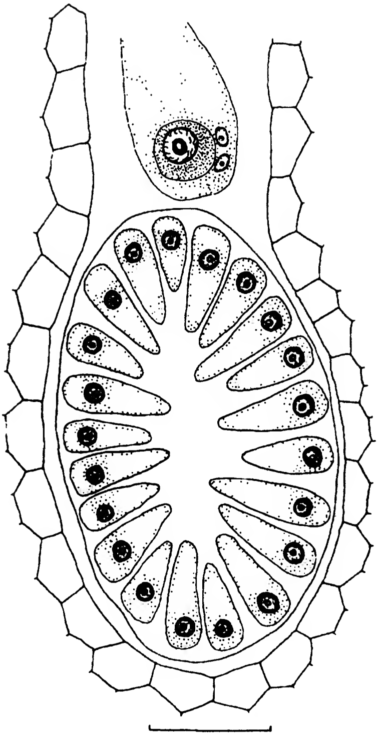
небольшой клетки, расположенной на периферии, и более крупной клетки, находящейся в центре (рис. 9). Структура ядра и цитоплазма последней не отличается от таковой у материнской клетки, тогда как цитоплазма меньшей клетки более плотная, а ядро интенсивно окрашено. Ко времени встречи клеток в центре гаметофитной полости на периферии образуется большое число мелких клеток, расположенных рядами; некоторые из них повторно делятся (рис. 10).

Развитие женского гаметофита у видов *Taxaceae* изучали многие исследователи, большинство из них отмечали наличие альвеолярной стадии (Dupler, 1917; Sterling, 1948; Георгиев, 1985). Однако еще в прошлом веке L. Jäger (1899), изучая эмбриологию *T. baccata*, указал на отсутствие альвеолярной стадии у этого вида. В наше время его данные подтвердили R. I. Pennell и P. R. Bell (1987) на ультраструктурном уровне. Среди голосеменных растений альвеолярная стадия развития женского гаметофита отсутствует у видов *Gnetum* (Sanwal, 1962) и *Welwitchia* (Martens, 1963).

У *Taxus baccata* несколько клеток женского гаметофита, расположенных в его микропилярной части, дифференцируются в инициали архегониев. Клетки, расположенные рядом с инициалями, многократно делятся, образуя обкладку архегония. Как правило, каждая архегониальная инициаль окружена одним рядом клеток обкладки.

Рис. 8. Женский гаметофит с образующимися центростремительными клетками.

Масштабная линейка — 100 мкм.



Но иногда 2—3 архегониальные инициали окружены 1 обкладкой (рис. 10), что напоминает архегониальный комплекс кипарисовых и таксодиевых (Singh, 1978). Необходимо отметить, что клетки обкладочного слоя заметно отличаются от соседних клеток женского гаметофита только на ранних стадиях развития архегония. Очевидно поэтому Г. Н. Георгиев (1985) считает, что у *T. baccata* клетки обкладки не дифференцируются.

Архегониальная инициаль округляется и затем делится с образованием небольшой инициали шейки и более крупной центральной клетки. Инициаль шейки формирует 2-клеточную шейку архегония. Клетки шейки содержат небольшое хорошо окрашивающееся ядро и слабо вакуолизированы. Клетки шейки мало отличаются от соседних клеток женского гаметофита и быстро дезинтегрируются. В зрелом архегонии видны только их остатки.

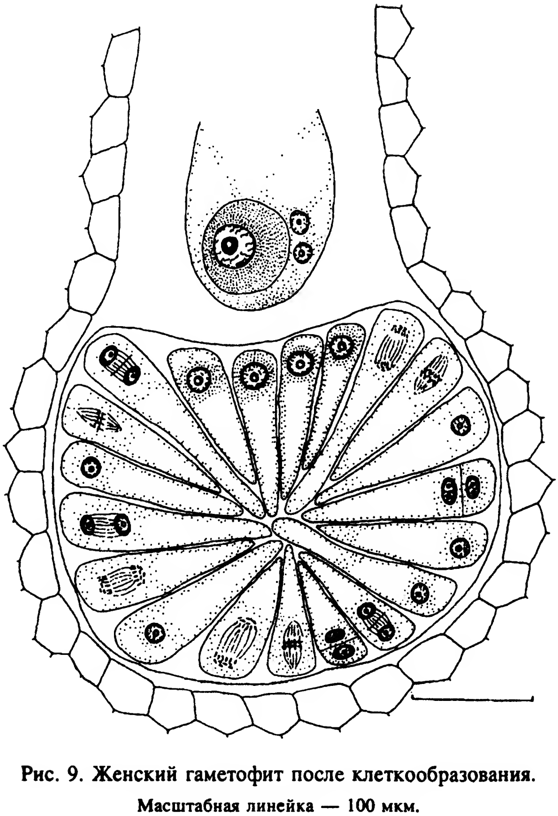


Рис. 9. Женский гаметофит после клеткообразования.

Масштабная линейка — 100 мкм.

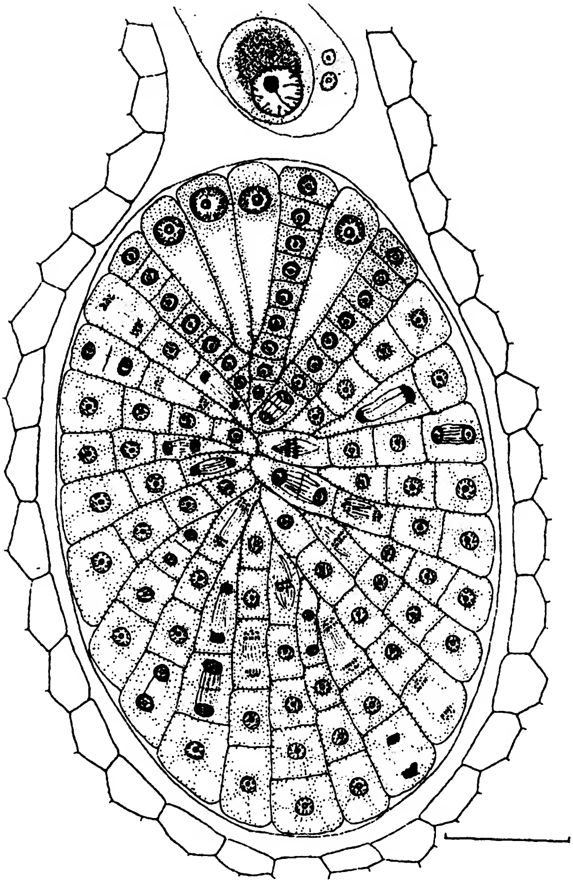


Рис. 10. Инициали архегониев в микропилярной части клеточного гаметофита. Масштабная линейка — 100 мкм.

Центральная клетка архегония быстро растет, ядро увеличивается, цитоплазма уплотняется. Ядро мигрирует в халазальную часть клетки. Деления ядра центральной клетки не наблюдали. Центральная клетка дифференцируется в яйцеклетку. По этому вопросу наши данные согласуются с результатами исследований большинства ученых (Coulter, Land, 1905; Sterling, 1948; Pennell, Bell, 1987). Однако Георгиев полагает, что у *T. baccata* в яйцеклетку дифференцируется архегониальная инициаль. Он не наблюдал клеток шейки архегония. В нескольких семяпочках мы также наблюдали архегонии, расположенные глубоко в женском гаметофите, которые были лишены шейки архегония и клеток обкладки. Но такие случаи являются исключением, а не нормой развития у этого вида.

Таким образом, можно говорить об окончательной элиминации у *T. baccata* брюшной канальцевой клетки, которая постоянно формируется у представителей мохообразных, папоротникообразных и голосеменных.

По литературным данным (Pennell, Bell, 1987), зрелый архегоний у *T. baccata*, как правило, несет только яйцеклетку с большим ядром (до 80 мкм), расположенным в центре и занимающим около 5 % объема клетки. В цитоплазме яйцеклетки четко различаются околоядерная зона 3—4 мкм шир., содержащая липиды; зона такой же ширины, заполненная митохондриями. Периферическая часть яйцеклетки, около 50 мкм шир., заполнена цистернами эндоплазматического ретикулума и содержит до

40 гранулярных телец 2—5 мкм в диам. В то же время в этой части яйцеклетки почти отсутствуют рибосомы. Ядро яйцеклетки слабо окрашивается метиловым зеленым — пиронином и содержит несколько ядрышкоподобных телец.

Выводы

1. В отличие от других представителей хвойных семяпочка *T. baccata* расположена терминально непосредственно на генеративном побеге. Ее развитие продолжается 9 мес. Зрелая семяпочка состоит из нуцеллуса, дифференцированного на апикальную и базальную зоны, и одного интегумента.
2. В период опыления в семяпочке образуется длинный микропилярный канал, который заполняется секретом, вырабатываемым, по-видимому, апикальными клетками нуцеллуса.
3. Мегаспорогенез и развитие женского гаметофита происходят после опыления. Любая из клеток мегаспор может дать начало женскому гаметофиту, но наиболее часто его формирует халазальная мегаспора.
4. Развитие женского гаметофита включает в себя 2 стадии: свободных ядер и клеточную. Альвеолярная стадия развития, которая характерна для всех остальных хвойных растений, у этого вида выпадает.
5. Формирование архегония включает в себя один дифференцирующий митоз. Брюшная канальцевая клетка, характерная для мохообразных, папоротникообразных и голосеменных растений, у *T. baccata* не образуется.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Георгиев Г. Н. Морфогенетические и цитоэмбриологические исследования *Taxus baccata* L. Развитие женских генеративных органов // Год. Соф. унив. «Климент Охридски». София, 1985. Т. 75. № 2. С. 31—44.

Паушева З. П. Практикум по цитологии растений. М., 1980. 304 с.

Склонная Л. У., Ругузов И. А. Формирование женского гаметофита у сосновых, кипарисовых и тисовых // Тр. Никит. бот. сада. 1992. Т. 113. С. 74—91.

Coker W. C. On the spores of certain *Coniferae* // Bot. Gaz. 1904. Vol. 38. P. 206—213.

Coulter J. M., Land W. J. G. Gametophytes and embryo of *Torreya taxifolia* // Bot. Gaz. 1905. Vol. 39. P. 161—178.

Dupler A. W. The gametophytes of *Taxus canadensis* Marsh. // Bot. Gaz. 1917. Vol. 64. P. 115—136.

Florin R. Die Coniferen des Oberkarbons und des Unter Perms I—VIII // Palaeontographica. 1938. Bd 85B. S. 1—729.

Florin R. On the morphology and relationships of the *Taxaceae* // Bot. Gaz. 1948. Vol. 110. P. 31—39.

Hofmeister W. Vergleichende Untersuchungen der Keimung, Entfaltung und Fruchtbildung höherer Kryptogamen und der Samenbildung der Coniferen. Leipzig, 1851. 179 S.

Jäger L. Beiträge zur Kenntniss der Endospermenbildung und zur Embryologie von *Taxus baccata* // Flora. 1899. Bd 86. S. 241—288.

Konar R. N., Moitra A. Ultrastructure, cyto- and histochemistry of female gametophyte of gymnosperms // Gamete Research. 1980. Vol. 3. P. 67—97.

Loze J. C. Étude de l'ontogenèse de appareil reproducteur femelle de l'If, *Taxus baccata* L. // Rev. Cyt. Biol. Vég. 1965. Vol. 28. N 3. P. 211—256.

Martens P. Étude sur les *Gnetales*. IV. Recherches sur *Welwitchia mirabilis*. III. L'ovule et le sac embryonnaire // Cellule. 1963. Vol. 63. P. 307—329.

Pennell R. I., Bell P. R. Megasporogenesis and subsequent cell lineage within the ovule of *Taxus baccata* L. // Ann. Bot. 1987. Vol. 59. P. 693—704.

Sanwal M. Morphology and embryology of *Gnetum gnemon* L. // Phytomorphology. 1962. Vol. 12. P. 243—264.

Saxton W. T. Notes on conifers. VIII. The morphology of *Austrotaxus spicata* Compton // Ann. Bot. 1934. Vol. 48. P. 411—427.

Singh H. Embryology of gymnosperms. Berlin; Stuttgart, 1978. 304 p. (Encyclop. Plant Anatomy. Vol. 10. № 2).

Sokolowa C. Naissance de l'endosperme dans le sac embryonnaire de quelques gymnospermes // Bull. Moskov. obshch. ispyt. prirody. 1890. Vol. 4. P. 446—497.

Sterling C. Gametophyte development in *Taxus cuspidata* // Bull. Torrey Bonat. Club. 1948. Vol. 75. P. 147—165.

Strasburger E. Die Angiospermen und die Gymnospermen. Jena, 1879.

Strasburger E. Anlage des Embryosackes und Prothalliumbildung bei der Eibe nebst anschliessenden Erörterungen // Festschrift siebzigsten Geburtstage von Ernst Haeckel. Jena, 1904. 18 S.

Никитский ботанический сад Получено 15 VIII 1996

SUMMARY

The development of the ovule and female gametophyte is described in detail. Any cell of the megaspore tetrad may gives rise to the female gametophyte, but the halazal megaspore is formed most often involved. About 3% of the ovules contained two female gametophytes. Unlike other conifers, only two stages of female gametophyte development in *Taxus baccata* are recognised, free nuclear and cellular, with no alveolar stage. Archegonial initials are differentiated in the micropilar portion of the cellular gametophyte. Only one differentiating mitosis occurs during archegonium development. Mature archegonium have bicellular neck and large egg cell, it is surrounded by poorly differentiated cells. Archegonia usually occur singly, less frequently they are aggregated in two or three.

УДК 581.15 : 581.45 : 582.632.1 Бот. журн., 1997 г., т. 82, № 6

© Е. В. Банаев

ИЗМЕНЧИВОСТЬ КОЛИЧЕСТВЕННЫХ ПРИЗНАКОВ ЛИСТЬЕВ И ЖЕНСКИХ СЕРЕЖЕК *ALNUS HIRSUTA (BETULACEAE)*

E. V. BANAYEV. VARIATION OF NUMERICAL CHARACTERS OF LEAVES AND FEMALE CATKINS IN *ALNUS HIRSUTA (BETULACEAE)*

Изучена изменчивость метрических признаков листьев и женских сережек *Alnus hirsuta* в Сибири и на Дальнем Востоке России. Выявлены особенности в изменчивости признаков на эндогенном, внутрипопуляционном и межпопуляционном уровнях. Показано, что *A. hirsuta* имеет сложную морфологическую структуру, формирующуюся в результате взаимодействия внутрипопуляционных процессов и различной климатической обстановки в пределах ареала вида.

Изучение изменчивости тех или иных признаков древесных растений ведется с давних пор. В зависимости от целей в анализ включаются различные признаки. В рамках наших исследований видов рода *Alnus* Mill. для решения таксономических вопросов, изучения микроэволюционных процессов, установления внутривидовой структуры наиболее значимы 3 формы изменчивости диагностически ценных признаков: эндогенная, индивидуальная (внутрипопуляционная) и эколого-географическая (межпопуляционная). Определить a priori таксономическую значимость того или иного признака довольно сложно, однако в качестве базовых необходимо использовать признаки, применяемые в систематике. В видовых диагнозах рода *Alnus* используются в основном признаки листа и женской сережки (Комаров, 1936; Черепанов, 1954; Elias, 1980).

Характер варьирования качественных признаков вегетативных органов широко распространенного в Сибири и на Дальнем Востоке России вида *A. hirsuta* (Spach) Turcz. ex Rupr. был показан нами ранее (Банаев, 1992). В настоящей работе мы проводим анализ изменчивости некоторых количественных признаков этого вида.

Материал и методика

Материал для исследования собирали в 27 популяциях, охватив практически все возможные типы местообитания *A. hirsuta* в Сибири и на Дальнем Востоке России (рис. 1).

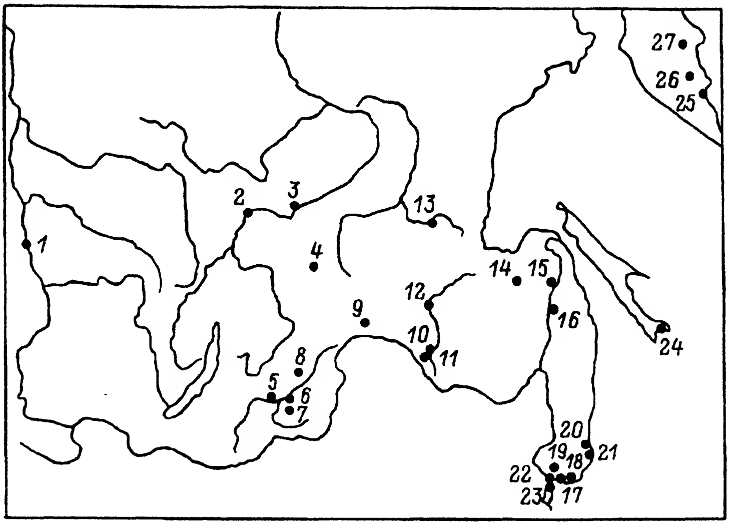


Рис. 1. Местонахождения исследованных популяций *Alnus hirsuta*.
1—27 — номера популяций.

Для анализа эндогенной формы изменчивости с модельных деревьев срезали по 5 веток из нижней, средней и верхней периферической частей кроны южной экспозиции, на которых измеряли по 10 листьев с удлиненных и укороченных побегов и по 10 женских сережек.

Для оценки индивидуальной формы изменчивости в каждой популяции не менее чем с 30 особей, находящихся в средневозрастном генеративном состоянии, срезали по 1 ветке из периферической части кроны южной экспозиции. С полученного гербарного образца отбирали для анализа по 5 листьев из средней части удлиненных побегов и по 5 женских сережек.

Использовали 15 количественных признаков *A. hirsuta* (рис. 2), в том числе 10 абсолютных (длина листовой пластинки (*A*, мм), ширина листовой пластинки (*B*, мм), длина черешка листа (*I*, мм), расстояние от основания листовой пластинки до самой широкой ее части (*D*, мм), ширина у верхушки листа (*E*, мм), верхний угол листа (*W*, град.), нижний угол листа (*H*, град.), число пар боковых жилок (*N*, шт.), длина женской сережки (*L*, мм), ширина женской сережки (*F*, мм)) и 5 относительных (листовой коэффициент — *B*/*A*, а также *D*/*A*, *I*/*A*, *E*/*B*, *F*/*L*).

Математическую обработку данных проводили по общепринятым методам биологической статистики (Зайцев, 1990). Для каждого признака определяли: минимальное и максимальное значение в популяции (lim), среднее арифметическое значение $\bar{x}$, его ошибку $m_{\bar{x}}$, коэффициент вариации *V* (см. таблицу). Оценку вариабельности признаков осуществляли по эмпирической шкале С. А. Мамаева (1972). Парные корреляции между признаками определяли с помощью SIGAMD (System for Interactive Graphical Analysis of Multivariate Data) — пакета прикладных программ для IBM.

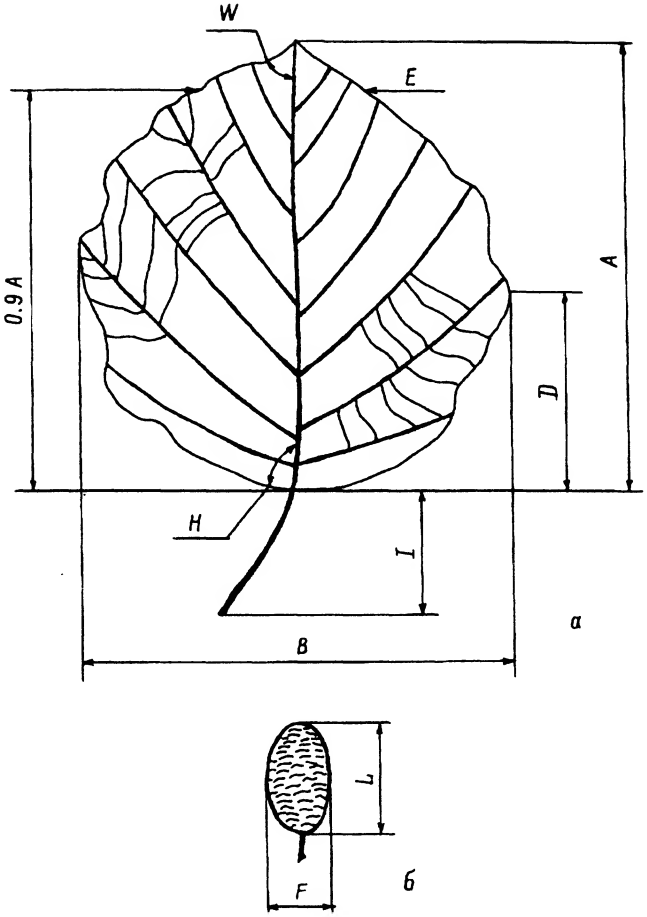


Рис. 2. Порядок измерения листьев и женских сережек *Alnus hirsuta*.
а — лист, *б* — сережка. Объяснения в тексте.

Результаты и их обсуждение

На эндогенном уровне у *A. hirsuta* обнаружено 2 вида закономерной изменчивости размеров и формы листьев: 1) в зависимости от местоположения листа на побеге (для растений это впервые было отмечено Н. П. Кренке (1933—1935)); 2) в зависимости от типа побега (удлиненный или укороченный). Листья с укороченных побегов всегда мельче, с меньшим числом пар боковых жилок, более короткими черешками. Самая широкая часть у них расположена, как правило, ближе к верхушке листа. Несколько выше у них и коэффициенты вариации большинства признаков. Связи между местоположением листа в кроне дерева и степенью варьирования или величиной его признаков нами обнаружено не было.

В характере варьирования всех признаков, как на эндогенном уровне, так и внутри популяций, наблюдается признакоспецифичность, что отмечал ранее для берез М. А. Шемберг (1986). Очень низкой изменчивостью отличаются листовой коэффициент *B*/*A*, число пар боковых жилок *N* и *D*/*A*, а средней и высокой — ширина листа у верхушки *E* и *E*/*B*. Для остальных признаков, как правило, характерно низкое и среднее варьирование.

Индивидуальная изменчивость признаков листьев и женских сережек *Alnus hirsuta*

Признаки	Номер популяции															
	1		*3*		*8*		*10*		*15*		*18*		*24*		*27*	
	I	II	I	II	I	II	I	II	I	II	I	II	I	II	I	II
A	$\frac{47-87}{11}$	65±1.1	$\frac{52-97}{14}$	70±1.8	$\frac{42-85}{12}$	68±1.5	$\frac{53-95}{11}$	77±1.6	$\frac{71-115}{10}$	87±1.5	$\frac{73-120}{12}$	96±2.1	$\frac{60-95}{13}$	77±1.7	$\frac{70-96}{9}$	81±1.3
B	$\frac{36-82}{12}$	59±1.2	$\frac{48-80}{11}$	64±1.3	$\frac{37-80}{13}$	61±1.5	$\frac{46-107}{17}$	72±2.2	$\frac{65-118}{11}$	86±1.8	$\frac{57-108}{14}$	87±2.2	$\frac{51-102}{17}$	71±2.2	$\frac{63-90}{9}$	73±1.2
B/A	$\frac{0.78-1.04}{7}$	0.9± 0.001	$\frac{0.75-1.05}{9}$	0.9± 0.001	$\frac{0.76-1.0}{7}$	0.9± 0.001	$\frac{0.71-1.19}{11}$	0.93± 0.02	$\frac{0.81-1.18}{8}$	0.99± 0.01	$\frac{0.75-1.02}{7}$	0.91± 0.01	$\frac{0.81-1.07}{9}$	0.93± 0.01	$\frac{0.77-1.02}{8}$	0.9± 0.01
I	$\frac{14-30}{16}$	21± 0.62	$\frac{16-29}{16}$	21± 0.59	$\frac{14-30}{14}$	23± 0.58	$\frac{17-32}{13}$	23± 0.56	$\frac{18-36}{14}$	26±0.68	$\frac{18-40}{18}$	26±0.84	$\frac{15-28}{18}$	22±0.7	$\frac{17-28}{13}$	22±0.51
N	$\frac{7-10}{8}$	8.6± 0.12	$\frac{8-11}{9}$	8.7± 0.14	$\frac{8-11}{8}$	9±0.11	$\frac{6-10}{9}$	8.4± 0.14	$\frac{8-12}{9}$	9.4± 0.16	$\frac{9-12}{12}$	10±0.22	$\frac{8-11}{11}$	9.4± 0.19	$\frac{8-10}{8}$	9.3± 0.13
D	$\frac{23-40}{13}$	34± 0.78	$\frac{29-47}{13}$	38± 0.89	$\frac{25-50}{13}$	37±0.86	$\frac{27-55}{14}$	41± 1.06	$\frac{30-60}{13}$	43±1	$\frac{37-60}{14}$	50±1.25	$\frac{26-48}{18}$	35±1.2	$\frac{29-44}{11}$	36±0.71
I/A	$\frac{0.23-0.43}{15}$	0.32± 0.01	$\frac{0.23-0.39}{12}$	0.3± 0.007	$\frac{0.24-0.43}{13}$	0.34± 0.008	$\frac{0.21-0.4}{12}$	0.3± 0.006	$\frac{0.22-0.45}{14}$	0.3± 0.008	$\frac{0.2-0.36}{13}$	0.27± 0.006	$\frac{0.23-0.42}{16}$	0.29± 0.009	$\frac{0.21-0.37}{14}$	0.27± 0.007
E	$\frac{16-42}{19}$	28± 0.98	$\frac{20-38}{17}$	30± 0.94	$\frac{17-42}{20}$	27± 0.97	$\frac{21-66}{24}$	35± 1.54	$\frac{25-59}{17}$	38±1.18	$\frac{15-46}{21}$	34±1.33	$\frac{15-45}{25}$	26±1.18	$\frac{18-35}{19}$	28±0.97
E/B	$\frac{0.36-0.55}{14}$	0.47± 0.012	$\frac{0.3-0.6}{15}$	0.47± 0.01	$\frac{0.29-0.61}{17}$	0.45± 0.01	$\frac{0.29-0.71}{16}$	0.49± 0.014	$\frac{0.21-0.6}{18}$	0.44± 0.014	$\frac{0.19-0.5}{17}$	0.39± 0.012	$\frac{0.25-0.49}{17}$	0.36± 0.001	$\frac{0.28-0.5}{17}$	0.38± 0.012
D/A	$\frac{0.45-0.61}{7}$	0.53± 0.007	$\frac{0.45-0.63}{7}$	0.54± 0.007	$\frac{0.43-0.66}{8}$	0.54± 0.008	$\frac{0.38-0.65}{10}$	0.52± 0.01	$\frac{0.41-0.59}{8}$	0.5± 0.006	$\frac{0.46-0.61}{7}$	0.53± 0.007	$\frac{0.4-0.55}{10}$	0.45± 0.008	$\frac{0.37-0.51}{10}$	0.45± 0.008
W	$\frac{50-88}{12}$	74±1.6	$\frac{36-85}{17}$	67±2.1	$\frac{50-83}{12}$	64± 1.37	$\frac{50-88}{11}$	68± 1.41	$\frac{30-82}{13}$	66±1.58	$\frac{35-70}{15}$	52±1.44	$\frac{50-80}{16}$	61±1.74	$\frac{47-75}{16}$	61±1.82
H	$\frac{49-108}{17}$	79± 2.44	$\frac{67-115}{13}$	83± 1.96	$\frac{55-105}{14}$	71± 1.77	$\frac{55-120}{17}$	84± 2.62	$\frac{55-120}{14}$	87±2.24	$\frac{60-120}{16}$	87±2.88	$\frac{60-130}{20}$	85±3.1	$\frac{70-114}{14}$	84±2.18

Продолжение таблицы

Признаки	Номер популяции															
	1		*3*		*8*		*10*		*15*		*18*		*24*		*27*	
	I	II	I	II	I	II	I	II	I	II	I	II	I	II	I	II
L	$\frac{10-18}{19}$	13.8± 0.47	$\frac{10-20}{14}$	15.0± 0.38	$\frac{11-22}{14}$	14.8± 0.37	$\frac{10-16}{13}$	12.9± 0.3	$\frac{12-20}{13}$	15.4± 0.36	$\frac{12-21}{18}$	15.0± 0.49	$\frac{10-20}{17}$	14.1± 0.42	$\frac{13-23}{21}$	16.0± 0.65
F	$\frac{6-12}{20}$	8.5± 0.31	$\frac{7-12}{17}$	9.5± 0.29	$\frac{6-11}{14}$	7.8± 0.2	$\frac{6-8}{11}$	6.9± 0.14	$\frac{6-12}{19}$	8.3± 0.29	$\frac{6-11}{17}$	8.4± 0.26	$\frac{6-10}{16}$	8.3± 0.25	$\frac{8-14}{22}$	10.5± 0.43
F/L	$\frac{0.43-0.71}{11}$	0.61 ± 0.012	$\frac{0.46-0.8}{11}$	0.63± 0.01	$\frac{0.43-0.61}{6}$	0.53± 0.006	$\frac{0.47-0.64}{7}$	0.54± 0.007	$\frac{0.44-0.67}{11}$	0.54± 0.011	$\frac{0.46-0.69}{13}$	0.57± 0.01	$\frac{0.5-0.69}{11}$	0.59± 0.012	$\frac{0.53-0.79}{14}$	0.65± 0.016

Примечание. I — $\frac{\lim}{V,\%}$; II — $\bar{x} \pm m_{\bar{x}}$ (lim — предельные значения признаков в популяции; $\bar{x}$ — среднее арифметическое значение; $m_{\bar{x}}$ — ошибка среднего; V — коэффициент вариации).

При анализе значений в популяциях нами обнаружена клинальная изменчивость по ряду признаков. Так, налицо увеличение размеров листьев в восточных и юго-восточных районах материковой части России. Экземпляры с самыми мелкими листьями (средняя длина 65—75 мм; ширина 55—65 мм) встречаются в Красноярском крае, Читинской обл., в западных районах Якутии и Амурской обл., а с наиболее крупными (длина 85—100 мм; ширина 80—95 мм) — в Хабаровском и некоторых популяциях Приморского края. Экземпляры из самых восточных популяций Приморья (*20*, *21*), Камчатки и Сахалина занимают промежуточное положение по этим признакам. На наш взгляд, на размеры листа значительное влияние оказывают экологические факторы. В то же время наблюдаются существенные индивидуальные вариации внутри популяций, обусловленные генетическими различиями особей.

Проведенный корреляционный анализ показал наличие тесных связей (коэффициенты корреляции более 0.7) между длиной листа и другими абсолютными признаками, характеризующими его размер, и менее тесные связи между длиной листа и относительными показателями. Это говорит о том, что форма листа *A. hirsuta* более устойчива к модифицирующему влиянию среды, в большей мере обусловлена генетическими факторами, а значит надежнее в таксономическом отношении. Межпопуляционная изменчивость листового коэффициента *B*/*A* это подтверждает. Хотя и наблюдается некоторое увеличение его к востоку (средние величины от 0.86 до 0.99), эта картина смазана, а индивидуальные различия в популяциях, как правило, значительно превышают межпопуляционные.

Величина верхнего и нижнего углов листа зависит от формы листа. Чем больше размер признака *E*/*B*, тем ближе к верхушке расположена самая широкая часть листа и тем больше верхний угол. Деревья с такой формой листьев чаще встречались в Читинской обл. Листья, у которых листовой коэффициент *B*/*A*>1, имеют, как правило, сердцевидное основание. Частота таких форм в Приморье и Хабаровском крае достигает 50—56 %, в то время как в Читинской обл. и Красноярском крае их насчитывается от 3 до 20 %. Существенную связь с формой листа обнаруживает также число пар боковых жилок *N*: чем меньше верхний угол листа и ближе к основанию расположена самая широкая его часть, тем больше *N*.

Анализируя изменчивость размеров женских сережек *A. hirsuta*, мы не установили направленного изменения абсолютных значений признаков по ареалу, хотя некоторое увеличение в восточных популяциях длины сережек *L* все же наблюдается. Кроме того, необходимо отметить, что в северных районах женские сережки имеют более «бочковидную» форму, т. е. с севера на юг происходит снижение признака *F*/*L*.

Заключение

Таким образом, в ходе исследования нами обнаружена значительная внутри- и межпопуляционная изменчивость признаков листа и женской сережки *A. hirsuta*. Наличие клинальной изменчивости и трансгрессия значений признаков в популяциях позволяют говорить о целостности данного вида. Обособление внутривидовых группировок и различное процентное соотношение в популяциях тех или иных форм являются реакцией вида на изменение климатической обстановки в пределах его ареала.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Банаев Е. В. Внутривидовая изменчивость опушения листьев и молодых побегов *Alnus hirsuta* (Spach) Turcz. ex Rupr. Новосибирск, 1992. 15 с. (Деп. в ВИНИТИ. 13.03.1992. № 864-В92).

Зайцев Г. Н. Математика в экспериментальной ботанике. М., 1990. 295 с.

Комаров В. Л. Род ольха — *Alnus* Gaertn. // Флора СССР. М.—Л., 1936. Т. 5. С. 306—319.

Кренке Н. П. Феногенетическая изменчивость. М., 1933—1935. Т. 1. 755 с.

Мамаев С. А. Формы внутривидовой изменчивости древесных растений (на примере семейства *Pinaceae* на Урале). М., 1972. 283 с.

Черепанов С. К. Монография рода *Alnus* Mill. s. l.: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1954. 22 с.

Шемберг М. А. Береза каменная. Новосибирск, 1986. 175 с.

Elias T. S. Trees of North America. New York, 1980. 950 p.

Центральный сибирский ботанический сад СО РАН
Новосибирск

Получено 25 IV 1996

SUMMARY

The variation of numerical characters of leaves and female catkins in *Alnus hirsuta* has been studien in Siberia and the Russian Far East. The patterns of variation have been determined at endogenous, intra- and interpopulational levels. It has been Shown that *A. hirsuta* has a complicated morphological structure formed as a result of interaction of intrapopulational processes and different climatic conditions along the species area.

УДК 581.524.444.3(571 66) Бот. журн., 1997 г., т. 82, № 6

© С. Ю. Гришин, П. В. Крестов, В. В. Якубов, Р. дел Морал

О ВОССТАНОВЛЕНИИ РАСТИТЕЛЬНОСТИ В РАЙОНЕ КАТАСТРОФИЧЕСКОГО ИЗВЕРЖЕНИЯ ВУЛКАНА КСУДАЧ (КАМЧАТКА)

S. YU. GRISHIN, P. V. KRESTOV, V. V. YAKUBOV, R. DEL MORAL. ON RECOVERY OF VEGETATION ON KSUDACH VOLCANO (KAMCHATKA) AFTER ITS CATASTROPHIC ERUPTION

Охарактеризована современная растительность в районе катастрофического извержения вулкана Ксудач (1907 г.), включая кальдеру вулкана и зону полного уничтожения растительного покрова. Приведен список из 202 видов растений, характерных для распространенных в исследуемом районе местообитаний, в разной степени подвергшихся действию извержения.

28 марта 1907 г. произошло мощное извержение конуса Штюбеля, располагающегося в кальдере вулкана Ксудач (Южная Камчатка). Основная масса ювенильных вулканических материалов (более 1 км^3), представленных светлой дацитовой пемзой, была выброшена в северном направлении и отложилась на огромной территории (рис. 1). Так, в Петропавловске-Камчатском, в 160 км от центра извержения, грубый вулканический песок выпал слоем 2—3 см; более тонкий пепел был отмечен по всей Камчатке, а также на континентальном побережье Охотского моря (Влодавец, Пийп, 1957; Дубик, Меняйлов, 1971; Мелекесцев, Сулержицкий, 1987; Bursik et al., 1993).

Извержение вызвало гибель и повреждение растительности на большой территории Южной Камчатки. По нашим данным, на площади около 600 км^2 растительность полностью погибла, а на площади около 1800 км^2 была в существенной степени повреждена. Последствия извержения в районе Петропавловска-Камчатского были отмечены В. Л. Комаровым (1912, 1940), работавшим там год спустя после извержения. Впервые кальдеру посетили участники экспедиции Ф. П. Рябушинского весной 1910 г. (Конради, Келль, 1925); впоследствии ее изучали вулканологи, начиная с 1937 г. (Морозов, 1948; Влодавец, Пийп, 1957, и др.). Первые ботанические заметки о последствиях извержения и начале зарастания вулканических отложений оставил E. Hulten (Гультен, 1925; Hulten, 1974) после его камчатской экспедиции 1922 г. в район вулканов Асачи и Ксудача. На схеме растительности Hulten (1974) показал территорию с почти полностью уничтоженным растительным покровом, простирающуюся на север от кальдеры до слияния рек Западная Ходутка и Правая Ходутка, и территорию с частично уничтоженной растительностью — до южных склонов вулкана Асача.

В августе 1991 г. С. Ю. Гришин и В. В. Якубов, работая на маршруте от оз. Курильского до вулкана Горелый, впервые после E. Hulten провели краткие наблюдения за современным состоянием растительности и особенностями зарастания вулканических субстратов в центре извержения. Собранные материалы 1991 г. были дополнены 3 года спустя в результате более основательных работ с участием остальных авторов (Grishin et al., 1996; Гришин и др., 1997).

В настоящей работе приводятся данные о современном состоянии флоры района поражения растительности, что может послужить базисом для дальнейшего изучения сукцессий на этом интереснейшем природном объекте. Приводимые далее материалы (см. таблицу) ограничены внутренней территорией кальдеры и ее северным наружным склоном (рис. 1).

Кальдера Ксудач образовалась на месте вершины раннеплейстоценового щитовидного стратовулкана диаметром 35 км и состоит из нескольких, вложенных одна в другую, кальдер обрушения типа Кракатау (Камчатка..., 1974; Апродов, 1982; Мелекесцев, Сулержицкий, 1987; Брайцева и др., 1995). В настоящее время она имеет почти замкнутую округлую форму около 8 км в диам. с высотой гребня 900—1000 м над ур. м. Наружные стенки — пологие, внутренние — крутые, поднимающиеся на

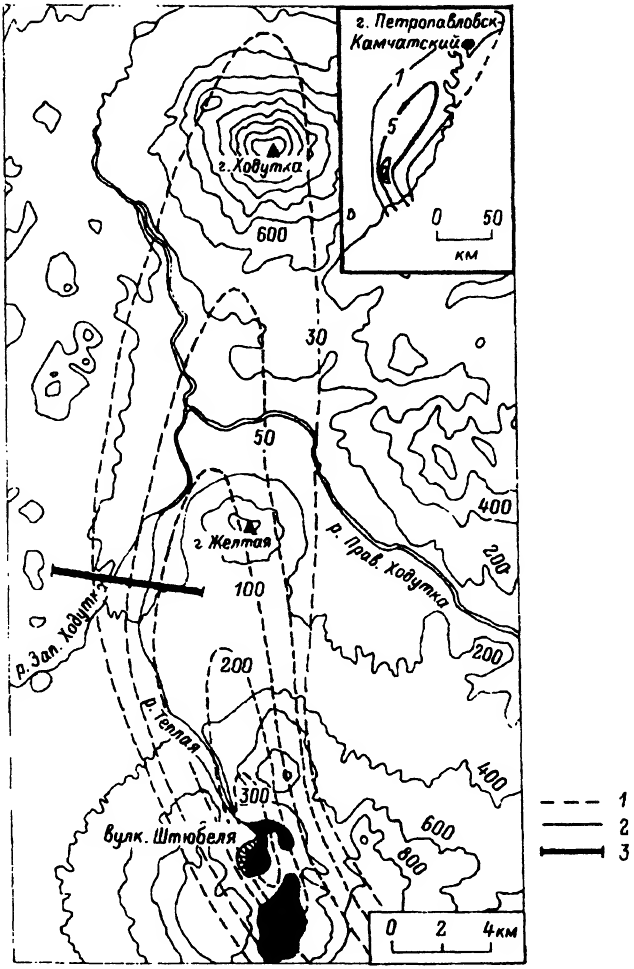


Рис. 1. Схема района исследования.

Изопахиты пемзы: *1* — для 30-, 50-, 100-, 200- и 300-сантиметровой мощности отложений; *2* (на врезке) — для 1- и 5-сантиметровой мощности; *3* — основной геоботанический профиль.

200—500 м над поверхностью кальдеры. 3 полуразрушенных вулканических образования, включая центр извержения 1907 г. — конус Штюбеля, разделяют внутреннее пространство кальдеры на 2 части: западную, с преобладающим в ее средней и северной части ландшафтом вулканической пустыни с круто врезанными каньонами рек, и восточную, занятую озерами. Вулканическая деятельность после извержения 1907 г. проявлялась только в виде фумарольной активности в центре кальдеры.

Структура высотной поясности растительности относительно ненарушенного южного наружного макросклона типична для Южной Камчатки: каменноберезовые леса из *Betula ermanii* поднимаются до 300—400 м над ур. м., ольховостланиковые (*Alnus fruticosa*) заросли — до 700—800 м, далее следует комплекс высокогорной растительности, представленный участками тундр и несомкнутых растительных группировок. Столь низкое положение верхней границы леса объясняется малой теплообеспеченностью вегетационного периода, характерной для севера бореальной зоны у границы в субарктическую подзону (Grichin, 1995).

В каменноберезняках высокотравно-разнотравных по южному склону кальдеры Ксудач (в пределах высот 100—300 м над ур. м.) доминантом является *Betula ermanii*,

Виды высших растений и лишайников, отмеченные в зоне пеплопада извержения Ксудача 1907 г.

Виды	Местообитания и подразделения растительного покрова								
	1	2	3	4	5	6	7	8	9
Деревья									
Betula ermanii Cham.	5	+—1	5	1—4	+—3	+	+	+	+
B. platyphylla Sukacz.	+	+—1	+—3	+	+	+			
Populus suaveolens Fisch. s. l.		+—1							
Salix caprea L.	+	+	+	+	+	+	+	r	
S. udensis Trautv. et Mey.	+	3—4	+						
Кустарники									
Alnus fruticosa Pall.	+—2	+—2	+—1	+	+	+	+—1	+—1	+
Betula divaricata Ledeb.	+	+		+					
B. exilis Sukacz.							+		
Juniperus sibirica Burgsd.		+							
Lonicera chamissoi Bunge ex P. Kir.	+—1	+—1	+						
L. caerulea L.	+	+	+	+	r				
Pinus pumila (Pall.) Regel	+		+	+	+	+	+	+	
Rhododendron aureum Georgi	+		+	+	r	+	+		
R. camtschaticum Pall.				+	+	+	+		+
Rosa amblyotis C. A. Mey.	+	+	+	r					
Rubus sachalinensis Lévl.	+	+	+	+	+	+		+	
Salix arctica Pall.	+	+	+	+	+	+	+	+	+
S. bebbiana Sarg.		+							
S. pulchra Cham.		+—1	+	+	r				
Sorbus sambucifolia (Cham. et Schlecht.) M. Roem.	+	+	+	+	+	r			
Spiraea beauverdiana Schneid.	+	+	+	+	+	+	+		
Кустарнички									
Cassiope lycopodioides (Pall.) D. Don							+		
Diapensia obovata (Fr. Schmidt) Nakai							+	+	
Diphasiastrum alpinum (L.) Holub	+	+	+	+	r		+	+	
D. complanatum (L.) Holub			+	+	r		+		
D. sitchense (Rupr.) Holub								+	
Empetrum nigrum L. s. l.	+	+	+—1	+—3	2—4	+—1	1—2	+	
Harrimanella stellerana (Pall.) Cov.							+		
Ledum decumbens (Ait.) Lodd. ex Steud.					+	+	+		
L. palustre L.				+					
Loiseleuria procumbens (L.) Desv.				+	+	+	+	+	+
Phyllodoce aleutica (Spreng.) Heller.							+		+
P. caerulea (L.) Bab.							+		
Vaccinium minus (Lodd.) Worosch.				+			+		
V. uliginosum L.		+	+	+	+	r	+	r	
V. vulcanorum Kom.					r		+		
Травы									
Agrostis kudoi Honda		+							+
Alliim strictum Schrad.		+							
Anaphalis margaritacea (L.) A. Gray	r		r	r	r	r		+	+
Anemonoides debilis (Turcz.) Holub	r	r	r	r					
Angelica gmelinii (DC.) M. Pimen.	+	+		+					
A. genuflexa Nutt. ex Torr. et Gray	+		+						
Antennaria dioica (L.) Gaertn.		+							
Arabis hirsuta (L.) Scop.		+							
Arcterica nana (Maxim.) Makino							+	+	+
Artemisia glomerata Ledeb.			+	+	+	+	+	+	+

Продолжение таблицы

Виды	Местообитания и подразделения растительного покрова								
	1	2	3	4	5	6	7	8	9
Artemisia opulenta Pamp.	+—2	+—4	+						
Aster sibiricus L.									+
Botrychium boreale Milde		+							
B. lanceolatum (S. G. Gmel.) Ångstr.		+							
B. lunaria (L.) Sw.		+							
B. robustum (Rupr.) Underw.		+							
Calamagrostis purpurea (Trin.) Trin. s. l.	+—2	+—1	+	r					
Campanula lasiocarpa Cham.							+	+	+
C. chamissonis Fed.							+		+
Cardamine bellidifolia L.				r	r	r		r	
Cardaminopsis lyrata (L.) Hiit.			+						
Carex koraginensis Meinsh.		+	+	+	+	+	+	+	+
C. krascheninnikovii Kom. ex V. Krecz.	+	+	+			+			+
C. longirostrata C. A. Mey.	r		+	+					
C. microtricha Franch.		+							
C. pyrophila Gand.		+							+
C. vanheurckii Muell. Arg.						+			
Castilleja pallida (L.) Spreng. s. l.		+		r				+	+
Chamerion angustifolium (L.) Holub	+—2	+	+—1	+	+	+	+	+	+
Cimicifuga simplex (Wormsk. ex DC.) Turch.	+—2	+							
Cirsium kamtschaticum Ledeb.	r	r							
Corallorhiza trifida Chatel.	r		r						
Crepis chrysantha (Ledeb.) Froel.						+			
Deschampsia borealis (Trautv.) Roshev.									+
Epilobium hornemannii Reichenb.							+		
E. alpinum L.							+		
Equisetum arvense L.	+	+	+						
E. hyemale L.		+							
Erigeron kamtschaticus DC.		+							+
E. caespitans Kom.									+
Euphrasia mollis (Ledeb.) Wettst.									+
Festuca altaica Trin.		+							
F. brevissima Jurtz.								+	+
Filipendula camtschatica (Pall.) Maxim.	+	+—2							
Fritillaria camschatcensis (L.) Ker-Gawl.		+							
Galium kamtschaticum Stell. ex Schult.	+—1	+	+						
Gentiana glauca Pall.							+		
Gentianella auriculata (Pall.) Gillet									+
Heracleum lanatum Michx.		+							
Hieracium umbellatum L.	+	+							+
Juncus beringensis Buchenau.									+
Lerchenfeldia flexuosa (L.) Schur	+	+	+—2	1—2	1—2	1—2	1—2	+—2	+
Lilium debile Kittlitz		+							
Listera cordata (L.) R. Br.			+	+					
Lycopodium annotinum L.	+	+	+	+	+				
L. clavatum L.	+—1	+	+	+	+	+	+		
L. lagopus (Laest.) Zinserl. et Kuzen				+	+	+			
Luzula piperi (Cov.) Jones.							+	+	+
L. camtschadalorum (Sam.) Gorodk. ex Kryl.		+					+	+	+
L. multiflora (Ehrh. ex Retz.) Lej. s. l.									+
L.parviflora (Ehrh.) Desv.			+						
L. plumosa E. Mey.	r								
Maianthemum dilatatum (Wood) Nels.	+—1	+	+	+	+				
Mertensia pubescens (Roem. et Schult.) DC.									+

Продолжение таблицы

Виды	Местообитания и подразделения растительного покрова								
	1	2	3	4	5	6	7	8	9
Minuartia macrocarpa (Pursh) Ostenf.							+	+	+
Moehringia lateriflora (L.) Fenzl.	+	+	+	+	+			r	
Oxytropis exerta Jurtz.									+
O. pumilio (Pall.) Ledeb.									+
O. revoluta Ledeb.									r
Papaver alboroseum Hult.								+	+
Pedicularis resupinata L.	+	+	+						
Pennellianthus frutescens (Lamb.) Crosswhite					+	+	+	+	+
Phleum alpinum L.		+							+
Picris kamtschatica Ledeb.	r	r							
Pleurospermum uralense Hoffm.		+							
Poa malacantha Kom.								+	+—1
P. platyantha Kom.	+	+	+						
Polemonium boreale Adams.									+
Ptarmica speciosa DC.	+	+							
Pyrola media Sw.		+		+	+	+			
P. minor L.	r	+	+	+	+	+	r		
Rubus arcticus L.	+	+	+						
Sanguisorba tenuifolia Fisch. ex Link	+	+	+						
Saussurea oxyodonta Hult.		+		+					
Senecio cannabifolius Less.	+—2	+—4							
Saxifraga merkii Fisch. ex Sternb.							+	r	+
Sibbaldia procumbens L.									+
Solidago spiraeifolia Fisch. ex Herd.	+	+	+	r	r	r	+	r	r
Stellaria eschscholtziana Fenzl							+	+	+
S. fenzlii Regel	+		+	+	+				
S. longifolia Muehl. ex Willd.				+					
Stenotheca tristis (Willd. ex Spreng.) Schljak.				+	+				+
Streptopus amplexifolius (L.) DC.	r	r							
Tanacetum boreale Fisch. ex DC.		+							
Thalictrum minus L.	r	r							
Trientalis europaea L. s. l.	+—2	+	+—1	+	r				
Trillium camschatcense Ker-Gawl.	+	+							
Trisetum sibiricum Rupr. s. l.	+		+						
T. spicatum (L.) K. Richt. s. l.		+							+
Urtica platyphylla Wedd.		+							
Veratrum oxysepalum Turcz.	+	+							
Viola avatschensis W. Beck. et Hult.								+	
V. biflora L.	r								
V. epipsiloides A. et D. Löve		+							
V. sacchalinensis Boissieu	+	+	+	+					
V. selkirkii Pursh ex Goldie		+							
Папоротники									
Athyrium filix-femina (L.) Roth s. l.	+	+			+	+			
Dryopteris expansa (C. Presl.) Fraser-Jenkins et Jermy	+	+	+	r	r				
Gymnocarpium dryopteris (L.) Newm.	+	+	+	+					
Мхи									
Buxbaumia aphylla Hedw.				+	+				
Dicranoweisia crispula (Hedw.) Lindb.									+

Продолжение таблицы

Виды	Местообитания и подразделения растительного покрова								
	1	2	3	4	5	6	7	8	9
Dicranum bergeri Blant. in Starke			+	+	+	r		+	
D. bonjeanii De Not.				+	+				
Leptobryum pyriforme (Hedw.) Wils.									+
Orthodicranum flagellare (Hedw.) Loeske									+
O. montanum (Hedw.) Loeske				+					
Plagiothecium denticulatum (Hedw.) Schimp.									+
Pohlia cruda (Hedw.) Lindb.									+
P. nutans (Hedw.) Lindb.				+	+	+			
Polytrichastrum alpinum (Hedw.) G. L. Sm.								+	+
Polytrichum juniperinum Hedw.	+		+	+—2	+—1	+—1	+—1	+	
P. longisetum Brid.						+			
Ptilium sp.				r	r			+	
Rhacomitrium cànescens (Hedw.) Brid.				+		+	+	+	
R. fasciculare (Hedw.) Brid.			+	+—2	+	+—2	+	1—2	
R. lanuginosum (Hedw.) Brid.						+			
Sanionua uncinata (Hedw.) Loeske	r		+	+					
Лишайники									
Alectoria nigricans (Ach.) Nyl.						+			
A. ochroleuca (Hoffm.) Massal.						+			
Cetraria islandica (L.) Ach.				+	+				
C. laevigata Rassad.						+			
Cladina mitis (Sandst.) Hustich.					+	+		+	
C. portentosa (Duf.) Follm.			+	+—2	+	+	+	+	
C. rangiferina (L.) Nyl.				+—1	+	+	+	+	
C. stellaris (Opiz.) Brodo			+	+—1	+				
C. stigia (Fr.) Ahti								+	
C. submitis (Evans) Hale et W. Culb.								+	
Cladonia cenotea (Ach.) Schaer.						+			
C. cepvicornis (Ach.) Flot.			+	+—1	+				
C. chlorophaea (Flk. ex Sommerf.) Spreng.					+				
C. crispata (Ach.) Flot.						+			
C. digitata (L.) Hoffm.			+	+					
C. ecmocyna Leight.			+	+					
C. favillicola Trass					+	+			
C. fimbriata (L.) Fr.						+			
C. gracilliformis Zahlbr.			r	+					
C. gracilis (L.) Willd.					+	+			
C. lepidota Nyl.				+					
C. macroceras (Fkl.) Ahti						+		+	
C. multiformis Merr.				+	+			+	
C. pleurota (Flk.) Schaer.				+	+			+	
C. subfurcata (Nyl.) Arn.				+					
C. subulata (L.) Web. in Wibb.								+	
C. sulphurina (Michx.) Fr.								+	
C. wainii Savicz.					+				
Parmeliopsis ambiqua (Wulf.) Nyl.								+	
Peltigera canina (L.) Willd.			+						
Solorina crocea (L.) Ach.									+
Stereocaulon botryosum Ach.						+			
S. dactylophyllum Flk.						+			
S. grande (H. Magn.) H. Magn.	+		1—3	1—4	3—5	4—5	1—3	2—3	
S. paschale (L.) Hoffm.				+	+				
S. sterile (Savicz) Lamb.						+			
S. subcoralloides (Nyl.) Nyl.						+			

Продолжение таблицы

Виды	Местообитания и подразделения растительного покрова								
	1	2	3	4	5	6	7	8	9
Stereocaulon vesuvianum Pers.			+	+—1	+	+		r	
Umbilicaria kraschenninnikovii (Savicz.) Zahlbr.				+	+				
Всего видов	63	83	65	76	63	58	47	51	53
В том числе:									
деревья	4	5	4	3	3	3	2	2	1
кустарники	11	12	11	12	10	10	7	4	3
кустарнички	2	3	4	7	7	4	13	6	2
травы	40	60	31	26	18	15	19	21	40
папоротники	3	3	2	2	2	1			
мхи	2		4	10	7	7	3	6	6
лишайники	1		9	16	16	18	3	12	1

Примечание. Местообитания и подразделения растительного покрова: 1 — старые ненарушенные каменноберезовые леса (см. контуры *1* и *2*, рис. 3); 2 — комплекс долинных формаций (см. контуры *4—6*, рис. 3); 3 — сомкнутые молодые каменноберезовые леса с единичными старыми деревьями *Betula ermanii*, выжившими после извержения 1907 г. (см. контур *12*, рис. 3); 4 — каменноберезовые редколесья с кустарничково-лишайниковым покровом (см. контур *11*, рис. 3); 5 — пемзовая пустыня с единичными молодыми березами (см. контур *10*, рис. 3); 6 — пемзовая пустыня с лишайниковым покровом (см. контур *7*, рис. 3); 7 — днища оврагов и временных водотоков (локальные местообитания, характерные для контуров *7*, *10* и *11*, рис. 3); 8 — пемзовая пустыня высоких гипсометрических уровней (свыше 400 м над ур. м.) (контур *8* и, частично, контур *7*, рис. 3, см. также рис. 1); 9 — несомкнутая растительность на склонах конуса Штюбеля (частично контур *7*, рис. 3). Обилие видов дано по шкале Браун-Бланке (Александрова, 1969). Знак +—2 означает, что обилие вида в данном местообитании колеблется от + до 2. Названия видов сосудистых растений приведены в основном по сводке «Сосудистые растения...» (1985—1996), лишайников — по определителю А. Г. Микулина (1990).

а из кустарников обычны и обильны *Sorbus sambucifolia, Alnus fruticosa* (образует заросли или растет небольшими группами), *Lonicera caerulea* и *L. chamissoi*. Хорошо выражен ярус крупнотравья (*Cirsium kamtschaticum, Senecio cannabifolius, Filipendula camtschatica, Aruncus dioicus, Angelica genuflexa*), но преобладают виды разнотравья и мелкотравья (*Artemisia opulenta, Chamerion angustifolium, Calamagrostis purpurea, Thalictrum minus, Pedicularis resupinata, Viola selkirkii, V. biflora, Geranium erianthum, Galium kamtschaticum, Maianthemum dilatatum, Trientalis europaea, Rubus arcticus, Anaphalis margaritacea, Solidago spiraeifolia, Trillium camschatcense, Gymnocarpium dryopteris, Athyrium filix-femina*).

В субальпийском поясе преобладают заросли ольховника, где доминантом является *Alnus fruticosa*, а из травянистых видов довольно обычны *Calamagrostis purpurea, Aruncus dioicus, Artemisia opulenta, Viola selkirkii, Stellaria fenzlii, Dryopteris expansa, Rubus arcticus, R. sachalinensis, Trientalis europaea, Chamerion angustifolium, Veratrum oxysepalum, Streptopus amplexifolius, Heracleum lanatum, Geranium erianthum, Cirsium kamtschaticum, Athyrium filix-femina* и др.

В верхней части субальпийского пояса (с 600 м над ур. м. и выше), наряду с ольховником широко распространены нивальные лужайки, на которых преобладают *Artemisia arctica, Carex koraginensis, C. micropoda, Sibbaldia procumbens, Veronica grandiflora, V. stelleri, Agrostis kudoi, Stenotheca tristis, Epilobium alpinum, Phyllodoce aleutica, Pedicularis chamissonis, Geranium erianthum, Salix chamissonis, S. arctica, Vahlodea flexuosa, Primula cuneifolia, Harrimanella stellerana, Ranunculus eschsholtzii, Taraxacum ceratophorum*. В ложбинах и оврагах отмечено множество снежников. На примыкающих к ним участках с оголенной почвой или со скоплениями вулканических материалов обычны *Luzula piperi, Juncus beringensis, Oxyria digyna, Deschampsia borealis, Saxifraga merkii, Pennellianthus frutescens*.

С 700—750 м над ур. м. заросли ольховника постепенно изреживаются, а на прогалинах между ними преобладают уже не лужайки, а травяно-кустарничковые тундры с *Oxytropis revoluta, Vaccinium uliginosum, Salix polaris, Rhododendron camtschaticum, Parageum calthifolium, Cassiope lycopodioides, Gentiana glauca, Bistorta vivipara, Luzula camtschadalorum, Calamagrostis sesquiflora, Trisetum spicatum, Loiseleuria procumbens, Parrya nudicaulis, Diphasiastrum alpinum, Campanula chamissonis, C. lasiocarpa.*

Примерно с высоты 800 м над ур. м. господствуют различные варианты горных тундр: травяно-кустарничковые, кустарничковые, щебнистые и т. д. Помимо упомянутых выше тундровых растений здесь становятся обычными также *Empetrum nigrum, Minuartia macrocarpa, Lloydia serotina, Arcterica nana, Arctous alpina, Antennaria dioica, Castilleja pallida* s. l., *Artemisia arctica, Agrostis kudoi, Oxytropis pumilio, Pedicularis eriophora, P. lanata, Potentilla vulcanicola, Carex krascheninnikovii, Diapensia obovata, Poa malacantha, Salix arctica, S. sphenophylla, Luzula multiflora, Tofieldia coccinea, Saussurea oxyodonta* и др. Довольно часто в поясе горных тундр встречаются шлаковые (а реже — щебнистые) участки со специфическим набором видов: *Stellaria eschscholtziana, Artemisia glomerata, Festuca brevissima, Viola avatschensis, Aster sibiricus, Astragalus alpinus, Mertensia pubescens, Cardamine bellidifolia.*

Растительность южного макросклона кальдеры почти не была повреждена извержением. На южном гребне кальдеры и близ него отмечены лишь небольшие пеплово-шлаковые обнажения. Исключением является обширный пустынный сектор юго-восточного склона площадью около 50 км², хорошо просматриваемый на аэрофотоснимках. Пемза отложилась здесь в результате резкого изменения направления ветра во время извержения.

В кальдере после извержения 1907 г. растительность уцелела в южной части, что было отмечено еще в 1910 г. (Конради, Келль, 1925), на склонах, обращенных к оз. Ключевому, и в долинах ручьев, стекающих в оба озера. Узкие глубокие долины, закрытые во время извержения снегом,[1] послужили убежищем для зарослей ольхового стланика, вероятно сплошь покрывавших внутренние склоны кальдеры до взрыва.

Вулканическая пустыня в кальдере представлена на склонах конуса Штюбеля, на пересеченной местности к западу от него и на внутренних склонах северной части кальдеры. Конус Штюбеля — неоднократно извергавшийся вулкан (около 3 км в диам.) с внутренним кратером (около 1.5 км в диам.) с озером. Абсолютная высота косоусеченного в результате взрыва конуса — около 650 м над ур. м. и относительная — около 250 м. Он имеет пологие внешние склоны, перекрытые щебнем и обломками материалов постройки конуса, т. е. материалами прошлых извержений (Влодавец, Пийп, 1957), и почти отвесные внутренние склоны взрывного кратера. Внешние склоны эродированы временными водотоками, образовавшими радиальные ложбины. В средней части южного склона ложбины идут приблизительно через 2 м, и именно в них в основном поселяются растения. Общее проективное покрытие травяно-кустарничкового покрова здесь достигает 10—20 %. Преобладают *Anaphalis margaritacea, Oxytropis exerta* и *Salix arctica*; последний вид образует куртины до 0.5—0.8 м в диам. Кусты ольховника достигают 1—1.5 м выс. и 1—3 м в диам. На срубленной ветви 2 см дл. и 5 см в диам. отмечено 12 годичных колец, а на ветви около 10 см в диам. — 25 колец.

Пустынная территория к западу от конуса Штюбеля зарастает менее интенсивно. Наиболее благоприятными экотопами являются днища временных водотоков, где *Anaphalis margaritacea* местами образует почти сомкнутые группировки. В северной части кальдеры и к западу от устья р. Теплой полосой сформировались заросли ольховника высотой до 2—3 м. Стланик растет куртинами, сомкнувшимися между собой. Одна из крупных обмеренных ветвей имела диаметр основания 6.5 см, длину

---

[1] Последняя декада марта на Камчатке — период максимума снегонакопления; в южной части полуострова зимние осадки особенно обильны, и в узких распадках к весне могут скапливаться многометровые запасы снега.

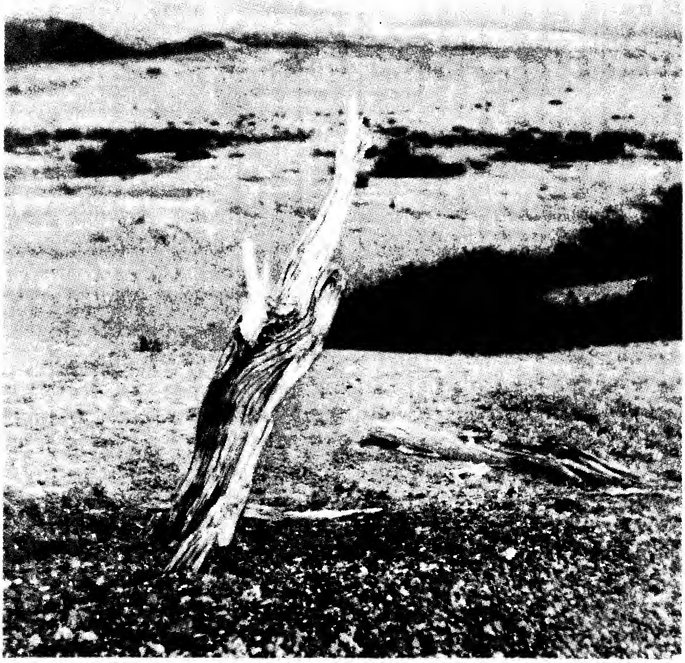


Рис. 2. Усохший ствол каменной березы на северном наружном склоне кальдеры. Видны куртины поселившегося ольхового стланика.

2.8 м и 21 годичное кольцо на спиле. Под пологом ольховника в вегетативном состоянии с небольшим обилием отмечены *Rhododendron camtschaticum, Empetrum nigrum, Anaphalis margaritacea.* Под опадом (мощность 3—4 см) и подстилкой (2—3 см) обнаружен маломощный слой вновь сформированной бурой супесчаной почвы на пемзе. Между зарослями ольховника и склоном кальдеры в полосе шириной 50—100 м встречены деформированные деревца *Betula ermanii* до 1 м выс., корявые, многократно изогнутые, в основании 3—5 см в диам., имеющие возраст 15—25 лет. Судя по полученным возрастным данным, эффективное заселение древесными растениями внутренней поверхности кальдеры началось в 60-х годах, т. е. через 50—60 лет после катастрофы.

Северный макросклон кальдеры представляет собой обширную вулканическую пустыню площадью более 100 км², протянувшуюся к северу на 15 км. Абсолютная высота ее понижается приблизительно от 900 до 200 м. До высоты около 500 м над ур. м. встречаются остатки берез, сохраняющиеся уже более 80 лет (рис. 2). Здесь же встречаются формирующиеся куртины ольховника. На пемзовом чехле глубиной более 1 м поселяются только единичные растения, но и их развитие лимитируется крайне неблагоприятными экологическими условиями. Стланиковая и лесная растительность встречается только в долине р. Теплой, вытекающей из кальдеры. Она, вероятно, частично сохранилась после ударного и теплового воздействия взрыва благодаря глубокому врезу долины (на 150—200 м). «Летальным» для большинства деревьев *Betula ermanii* в господствующих здесь до извержения каменноберезняках стала толщина слоя отложившейся пемзы более 30 см. При мощности отложений более 100 см возникла вулканическая пустыня. Главными факторами гибели растительности явились бомбардировка крупными (>10 см в поперечнике) кусками пемзы, вызвавшая облом крон и повреждение коры деревьев; изменение эдафических

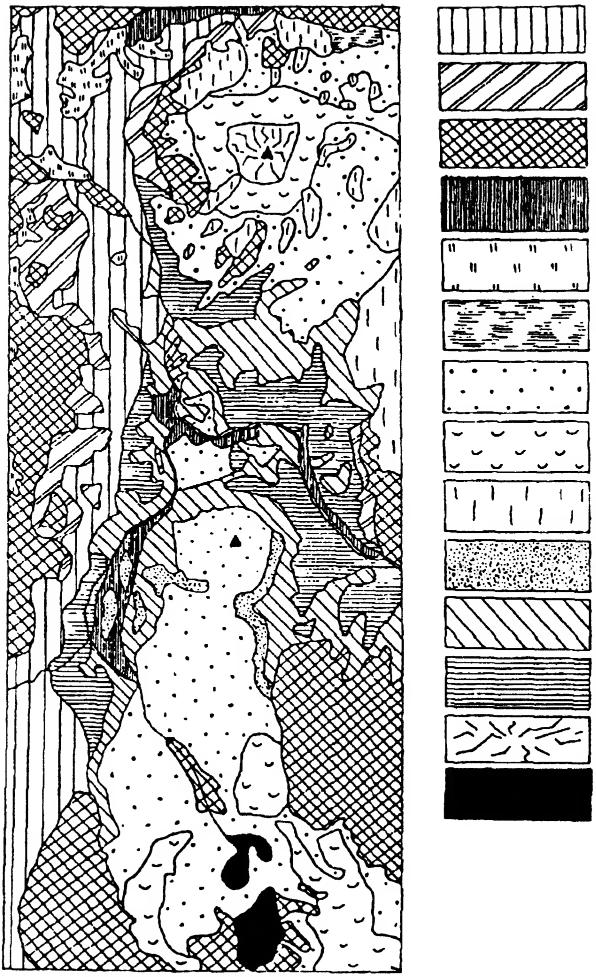


Рис. 3. Карта современной растительности.

Растительность, не подвергшаяся существенному влиянию извержения: *1* — каменноберезовые леса из *Betula ermanii*; *2* — каменноберезово-ольховниковый горный комплекс (экотонный растительный комплекс, сложенный участками каменноберезовых лесов и зарослей *Alnus fruticosa*); *3* — заросли ольховника *Alnus fruticosa*; *4* — долинный лесной комплекс (участки лесов из *Populus suaveolens* и *Salix udensis* в совокупности с вейниковыми (*Calamagrotis purpurea*) лугами, зарослями *Salix pulchra* и с шикшиево(*Empetrum nigrum*)-разнотравными(*Hedysarum hedysaroides, Geranium erianthum*) группировками); *5* — злаково-разнотравные луга (*Calamagrostis purpurea, Artemisia opulenta, Saussurea pseudotilesii*) и заросли кустарников (*Salix arctica, S. pulchra, Lonicera caerulea*); *6* — сырые вейниково(*Calamagrostis purpurea*)-осоковые(*Carex cryptocarpa* C. F. Mey., *C. vesicata*) луга (в данной статье не рассматриваются). **Растительность, сформировавшаяся после извержения**: *7* — пемзовые пустыни с лишайниковым покровом (*Stereocaulon* sp. sp.); *8* — пемзовые пустыни с несомкнутым покровом из горно-тундровых растений (*Diapensia obovata, Arcterica nana, Minuartia macrocarpa* и др.); *9* — горные луга (*Poa malacantha*) в комплексе с куртинами *Alnus fruticosa*; *10* — пемзовые пустыни с лишайниковым покровом (*Stereocaulon* sp. sp.) и единичными молодыми деревьями *Betula ermanii*; *11* — редины *Betula ermanii* с шикшево-лишайниковым покровом; *12* — сомкнутые молодые березняки (*Betula ermanii*) с единичными деревьями, выжившими после извержения; *13* — нивальный пояс (единичные растения *Primula cuneifolia, Saxifraga merkii, Carex kraschenіnnikovii, Salix arctica, S. sphenophylla*); *14* — озера.

условий вследствие вулканических отложений большой мощности (от нескольких сантиметров до нескольких метров). После извержения образовалась эксцентрическая структура поражения лесной растительности, в соответствии с мощностью отложений и размерами кусков пемзы (рис. 3). Выделено 3 зоны повреждения растительности. В зоне 1 (мощность отложений — более 100 см) растительность погибла полностью и почти сразу. На карте (рис. 3) эта зона прослеживается по контурам *7*, *10*, *11*. Здесь образовалась вулканическая пустыня (контур *7*) и началась первичная сукцессия (контуры *10*, *11*). Зона 2 (мощность отложений — 100—30 см) является переходной от вулканической пустыни к частично погибшему лесу (контур *12*). При мощности отложений менее 70 см здесь сохранились единичные выжившие деревья. Сукцессии в зоне 2 носят сложный характер, они являются первичными на мощных отложениях пемзы, либо имеют черты одновременно первичной и вторичной на менее мощных отложениях. В зоне 3 (мощность отложений — менее 30 см мелкой пемзы) леса в основном уцелели, в ней происходит восстановление первоначального состава и структуры лесов (контуры *1*, *2*, *3*).

На основе анализа геоботанических материалов (Grischin et al., 1996) выделены 6 стадий первичной сукцессии: 1) поселение пионеров из сосудистых растений и мохообразных в первые годы (*Pennellianthes frutescens, Poa malacantha, Stellaria eschscholziana, Saxifraga merkii, Polytrichum juniperinum* и др.); 2) образование лишайникового ковра в первые десятилетия (доминируют *Stereocaulon grande, S. vesuvianum* и др.); 3) на фоне сомкнутого лишайникового покрова появление куртин *Alnus fruticosa* и *Pinus pumila*, образование куртин кустарничков *Empetrum nigrum, Salix arctica* и дерновинных злаков (*Lerchenfeldia flexuosa* и др.), и их постепенное смыкание в течение первых столетий; 4) образование ксеромезофитных травяно-кустарничковых лугов с участием кустарников; 5) внедрение в состав лугов деревьев (*Betula platyphylla, B. ermanii*), постепенное увеличение размеров и продолжительности жизни деревьев, смыкание древесного яруса; 6) развитие структуры и состава климаксовых лесных сообществ. Длительность первичной сукцессии в вулканической пустыне может быть оценена периодом 1500—2000 лет, смешанной сукцессии в зоне 2—500 лет, вторичной сукцессии — около 100—150 лет.

Благодарим за консультации О. А. Брайцеву, И. В. Мелекесцева (Институт вулканической геологии и геохимии ДВО РАН, Петропавловск-Камчатский), а также В. Я. Черданцеву и А. Г. Микулина (Биологопочвенный институт ДВО РАН), определивших наши сборы мхов и лишайников.

Работа подготовлена в рамках проекта, поддержанного Российским фондом фундаментальных исследований (грант 96-05-64967).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Александрова В. Д. Классификация растительности. Л., 1969. 275 с.

Апродов В. А. Вулканы. М., 1982. 367 с.

Брайцева О. А., Мелекесцев И. В., Пономарева В. В., Кирьянов В. Ю. Последнее кальдерообразующее извержение на Камчатке (вулкан Ксудач) 1700—1800 ^{14}C лет назад // Вулканол. и сейсмол. 1995. № 2. С. 30—49.

Влодавец В. И., Пийп Б. И. Каталог действующих вулканов Камчатки // Бюл. вулканолог. станции, № 25. 1957. С. 5—95.

Гришин С. Ю., Крестов П. В., Верхолат В. П., Левус А. П. Влияние катастрофического извержения вулкана Ксудач (Камчатка, 1907 г.) на лесную растительность // Комаровские чтения. Владивосток, 1996. Вып. 43. С. 214—249.

Гультен Э. Некоторые географические заметки к карте Южной Камчатки // Изв. Геогр. о-ва. 1925. № 1. С. 33—52.

Дубик Ю. М., Меняйлов Н. А. Газогидротермальная деятельность кальдеры Ксудач // Бюл. вулканолог. станции. 1971. № 47. С. 40—43.

Камчатка, Курильские и Командорские острова. М., 1974. 440 с.

Комаров В. Л. Путешествие по Камчатке в 1908—1909 гг. // Камчатская экспедиция Ф. П. Рябушинского, снаряженная при содействии Императорского Русского географического общества. Бот. отд. М., 1912. Вып. 1. С. 1—456.

Комаров В. Л. Ботанический очерк Камчатки // Камчатский сборник. М.—Л., 1940. Вып. 1. С. 5—52.

Конради С. А., Келль Н. Г. Геологический отдел Камчатской экспедиции 1908—1911 гг. // Изв. Геогр. о-ва. 1925. № 1. С. 3—32.

Мелекесцев И. В., Сулержицкий Л. Д. Вулкан Ксудач (Камчатка) за последние 10 тыс. лет // Вулканол. и сейсмолог. 1987. № 4. С. 28—39.

Микулин А. Г. Определитель лишайников полуострова Камчатка. Владивосток, 1990. 128 с.

Морозов А. И. Кальдера-вулкан Ксудач // Природа. 1948. № 10. С. 62—64.

Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Л., 1985—1996. Т. 1—8.

Bursik M., Melekestsev I. V., Braitseva O. A. Most recent fall deposits of Ksudach volcano, Kamchatka, Russia // Geophys. Res. Letters. 1993. Vol. 20. N 17. P. 1815—1818.

Grishin S. Yu. The boreal forests of north-eastern Eurasia // Vegetatio. 1995. Vol. 121. P. 11—21.

Grishin S. Yu., del Moral R., Krestov P. V., Verkholat V. P. Succession following the catastrophic eruption of Ksudach volcano (Kamchatka, 1907) // Vegetatio. 1996. Vol. 127. P. 129—153.

Hulten E. The plant cover of southern Kamchatka // Arc. bot. 1974. Vol. 7. N 2—3. P. 181—257.

Биолого-почвенный институт ДВО РАН
Владивосток
Университет штата Вашингтон
Сиэтл, США

Получено 10 I 1994

SUMMARY

Some results of the investigation of recovery of vegetation on volcanic deposits after Ksudach eruption (Kamchatka, 1907), including caldera and the zone of total devastation of vegetation, are presented. They are illustrated by the list of plant species colonizing the devastated area.

УДК 581.134.8 : 582.475

Бот. журн., 1997 г., т. 82, № 6

© И. Т. Кищенко, Т. А. Шуляковская

ДИНАМИКА УГЛЕВОДОВ У ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ РОДА *PICEA (PINACEAE)* В УСЛОВИЯХ ИНТРОДУКЦИИ

I. T. KISCHENKO, T. A. SHULYAKOVSKAYA. CARBOHYDRATE DYNAMICS IN THE SPECIES OF *PICEA (PINACEAE)* UNDER THE INTRODUCTION CONDITIONS

При изучении динамики основных углеводов в хвое некоторых интродуцентов рода *Picea* (в ботаническом саду Петрозаводского университета) установлено, что изменение содержания различных фракций углеводов связано со сменой фенологических фаз. Обнаружены четкие изменения содержания крахмала, фруктозы и олигосахаридов в период прекращения вегетации и наступления глубокого покоя. Выявлены сходство и различия в динамике содержания изучаемых фракций углеводов в хвое аборигенного (*P. abies*) и интродуцированных видов ели.

Перспективность интродукции многолетних растений, в том числе хвойных, в зоны с довольно суровым климатом во многом определяется степенью их зимостойкости. Подобные реакции растений можно охарактеризовать целым рядом показателей, одним из которых является динамика углеводного обмена в течение года.

Цель данной работы — изучение динамики содержания углеводов в хвое аборигенного и интродуцированных видов рода *Picea*.

Материал и методика

Исследования проводили в ботаническом саду Петрозаводского государственного университета, расположенного на северном берегу Петрозаводской губы Онежского оз. (средняя подзона тайги, 61°47′ с. ш.), в течение 2 лет. Тип почвы — гумусово-железисто-иллювиальный подзол (pH 4.7). Объектами исследований служили

Характеристика объектов исследования

Виды	Место происхождения саженцев (город)	Средний возраст, лет	Средняя высота, м	Наличие семеношения
Picea abies	Петрозаводск	22	5.8	Нет
P. obovata	Минск	23	6.4	»
P. pungens	С.-Петербург	36	12.7	Есть
P. canadensis	То же	33	11.2	»
P. omorica	Бухарест	19	3.8	Нет
P. mariana	»	19	4.7	»

представители 6 видов рода *Picea*: аборигенная ель европейская *Picea abies* (L.) Karst., интродуцированные ель сибирская *Picea ovobata* Ledeb., ель колючая *Picea pungens* Engelm., ель канадская *Picea canadensis* (Mill.) Britt., ель сербская *Picea omorica* (Pane) Purkyne, ель черная *Picea mariana* Britt. (см. таблицу). Каждый вид представлен 10—25 особями. Условия водного, минерального и светового режима у всех видов одинаковы.

Содержание углеводов определяли в однолетней хвое, которую собирали с побегов первого порядка из средней части кроны с разных ее сторон у всех особей каждого вида на 5 стадиях: набухания почек (май), интенсивного роста побегов (конец июня), перехода к глубокому покою (середина сентября), глубокого покоя (конец октября), вынужденного покоя (февраль).

Содержание углеводов (фруктозы, глюкозы, дисахаридов, олигосахаридов, крахмала) определяли в 4 повторностях по методике, предложенной Г. И. Софроновой с соавт. (1978).

Полученные данные оценены на достоверность на 5 %-м уровне значимости.

Результаты и их обсуждение

Функции углеводов в древесных растениях многообразны: они являются структурными компонентами клеточных оболочек, резервными защитными соединениями, метаболически активными веществами (Судачкова и др., 1990). Метаболиты представлены моносахаридами, главным образом гексозами: глюкозой и фруктозой. Первым углеводом, образующимся в хлоропластах при фотосинтезе, является фруктозодифосфат, из которого затем формируются другие моносахариды (прежде всего глюкоза), и также ди- и полисахариды (Либберт, 1976; Веретенников, 1987). Глюкоза является активным метаболитом, участвует во многих обменных процессах (Кретович, 1980). Фруктозу можно рассматривать как низкомолекулярный «резерв первой очереди», мобилизуемый при недостатке свободной глюкозы (Судачкова и др., 1990).

В хвое большинства изученных видов елей содержание фруктозы заметно повышается к периоду глубокого покоя (рис. 1). Исключение составляют *P. obovata* и *P. mariana*. Концентрация глюкозы у *P. abies, P. pungens, P. canadensis* и *P. omorica* начинает возрастать уже в фазу интенсивного роста побегов, а у остальных видов — только ко времени вхождения в глубокий покой (рис. 2). У *P. mariana* сохраняется низкий уровень моносахаридов в разные периоды годичного цикла. Во время вегетации глюкоза и фруктоза активно расходуются на ростовые процессы. По окончании роста снижается использование данных соединений и, кроме того, с наступлением покоя у растений освобождаются моносахариды в результате распада крахмала. Все это приводит к увеличению количества глюкозы и фруктозы в хвое осенью.

Дисахариды, особенно сахароза, оказывают ингибирующее действие на рост древесных растений. Они повышают устойчивость белков к неблагоприятным воз

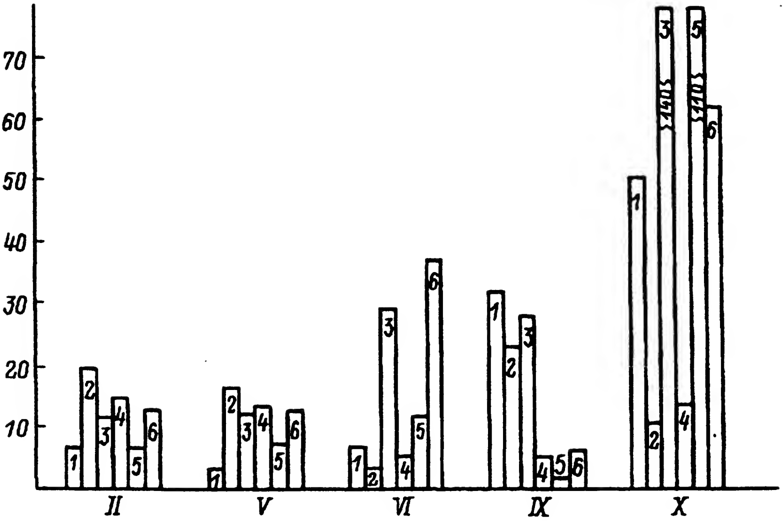


Рис. 1. Динамика содержания фруктозы в хвое различных видов ели.

1 — Picea abies, 2 — P. obovata, 3 — P. pungens, 4 — P. mariana, 5 — P. canadensis, 6 — P. omorica. По оси ординат — фруктоза, мг/г$_{\text{сух.массы}}$; по оси абсцисс — месяцы.

действиям. Образуя комплексы с белками, дисахариды увеличивают общую водоудерживающую способность клетки и повышают морозостойкость древесного растения (Сергеева, 1971; Тимофеева, Сергеев, 1974). В хвое елей всех видов очень невысоко содержание дисахаридов в период вынужденного покоя и во время вегетации, а при переходе к глубокому покою оно резко возрастает. Это происходит, вероятно, в результате гидролиза крахмала, содержание которого с наступлением глубокого покоя снижается (рис. 3).

Олигосахариды — преобладающая форма углеводов у древесных растений в течение всего года (Новицкая, 1967). Они являются ингибиторами роста растения.

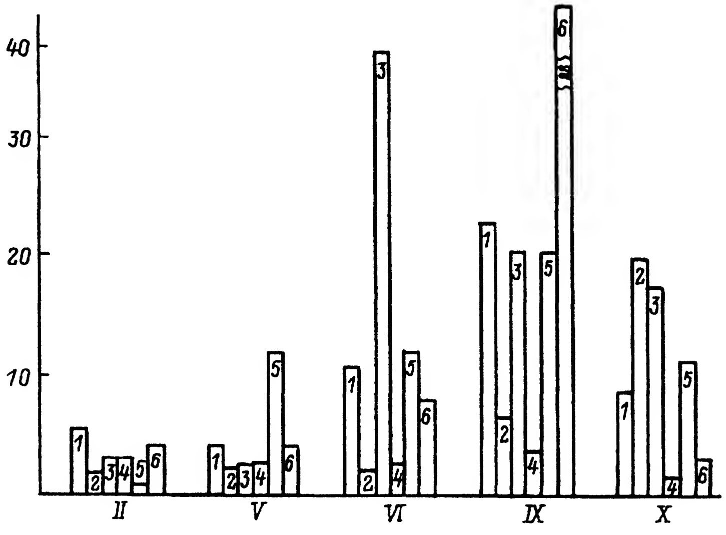


Рис. 2. Динамика содержания глюкозы в хвое различных видов ели.

По оси ординат — глюкоза, мг/г$_{\text{сух.массы}}$. Остальные обозначения те же, что и на рис. 1.

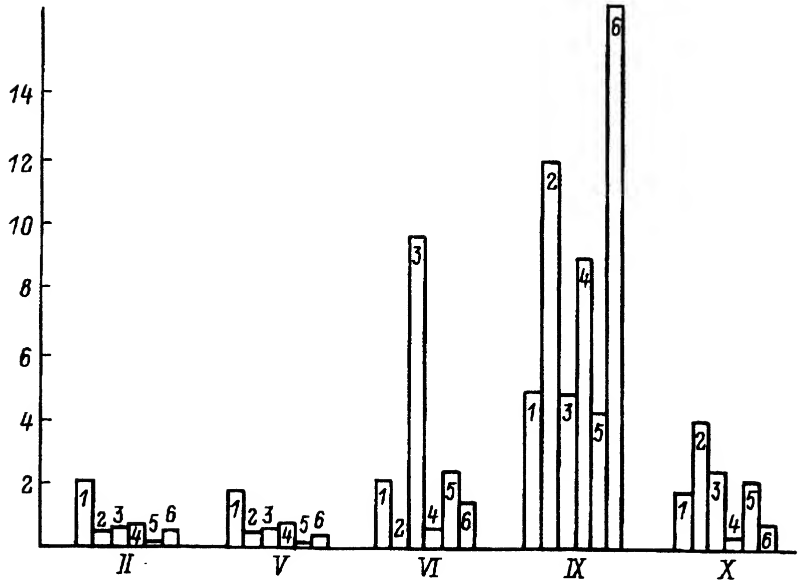


Рис. 3. Динамика содержания дисахаридов в хвое различных видов ели.
По оси ординат — дисахариды, мг/г$_{\text{сух.массы}}$. Остальные обозначения те же, что и на рис. 1.

Постоянное высокое содержание олигосахаридов у древесных растений на Севере приводит к замедлению их роста. По данным К. А. Сергеевой (1969), особую роль в защите растений от отрицательных температур играют стахиоза и раффиноза. Образуя комплексные соединения с белками, они повышают устойчивость белковых молекул и общую устойчивость древесных к воздействию отрицательных температур (Туманов, 1979).

В хвое всех видов ели при переходе деревьев к глубокому покою отмечается невысокий уровень олигосахаридов, но с наступлением покоя он заметно повышается

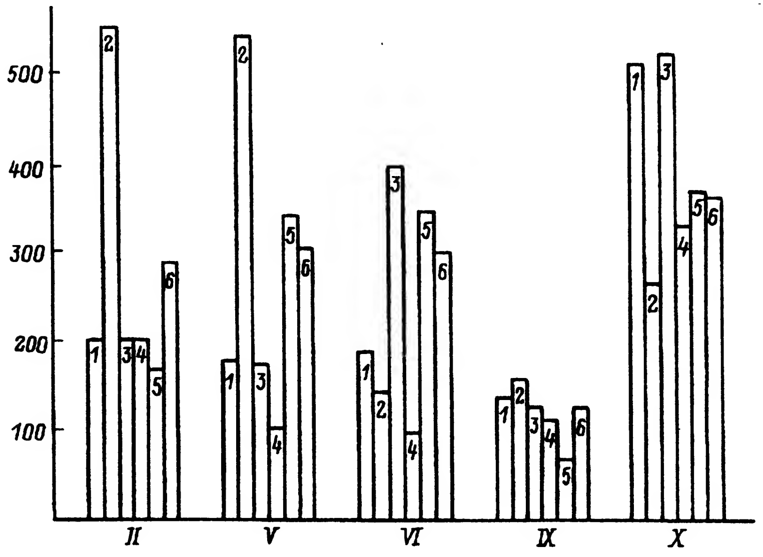


Рис. 4. Динамика содержания олигосахаридов в хвое различных видов ели.
По оси ординат — олигосахариды, мг/г$_{\text{сух.массы}}$. Остальные обозначения те же, что и на рис. 1.

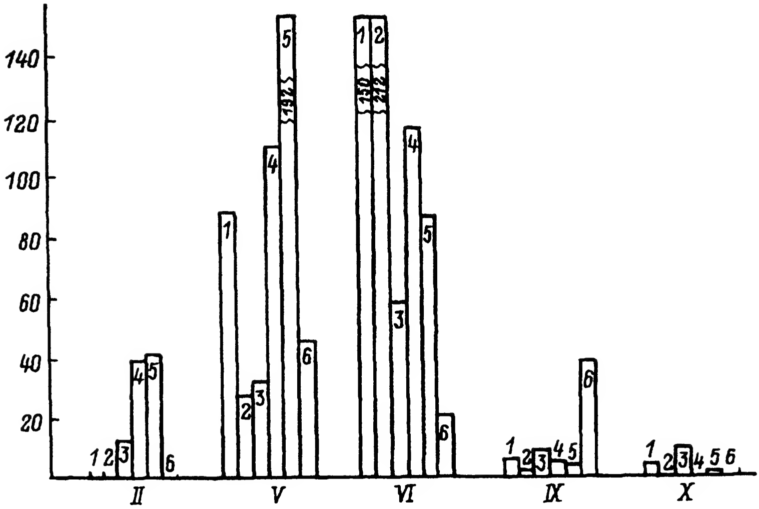


Рис. 5. Динамика содержания крахмала в хвое различных видов ели.

По оси ординат — крахмал, мг/г$_{\text{сух.массы}}$. Остальные обозначения те же, что и на рис. 1.

(рис. 4). В период вегетации у разных видов ели динамика данного класса углеводов неодинакова. У местного вида *P. abies*, а также у интродуцированного вида *P. mariana* концентрация олигосахаридов меняется незначительно. У *P. pungens, P. canadensis* и *P. omorica* она весьма заметно увеличивается в период интенсивного роста побегов. У *P. obovata* очень высокое содержание олигосахаридов отмечено на стадии вынужденного покоя и на начальном этапе роста, а в дальнейшем оно резко снижается. В общем изученные виды елей по динамике содержания олигосахаридов в хвое можно условно разделить на 2 группы. К 1-й группе относятся интродуценты, сходные с аборигенным видом (*P. mariana, P. obovata*), а ко 2-й — те, которые значительно отличаются от местного вида (*P. pungens, P. canadensis, P. omorica*).

Крахмал в тканях хвойных зимой или отсутствует, или обнаруживается в небольшом количестве. Он накапливается только в период вегетации, так как присутствие гранул крахмала в клетках надземных органов зимой резко снижает их морозоустойчивость (Новицкая, 1971; Софронова, 1985). Крахмал — основной запасной углевод у древесных растений. Накопление его во время вегетации идет с неодинаковой интенсивностью у разных видов: менее всего оно выражено у *P. omorica*, а более всего — у *P. obovata* (рис. 5). В осенне-зимний период количество крахмала у всех видов очень низкое. К этому времени запасной углевод гидролизуется с образованием растворимых сахаров. У *P. pungens* отмечена интересная особенность: в период интенсивного роста уровень крахмала невысок, но зато очень велика концентрация глюкозы, дисахаридов, олигосахаридов и выше, чем у других видов, содержание фруктозы. Следовательно, превращение высокомолекулярного углевода в низкомолекулярные растворимые соединения у этого вида происходит уже в июне.

Выводы

Таким образом, изменения содержания различных фракций углеводов в хвое ели соответствуют смене фенофаз годичного цикла развития дерева. Окончание вегетации и переход к состоянию покоя сопровождается гидролизом синтезированного летом крахмала и увеличением в результате этого количества растворимых сахаров: глюкозы и дисахаридов. Наступление глубокого покоя вызывает повышение уровня фруктозы и олигосахаридов. Такая перестройка углеводного обмена направлена на повышение устойчивости растения к низким температурам. Наибольшее значение в процессах развития морозостойкости ели среди углеводов имеют олигосахариды. В период глубокого покоя отмечается их высокая концентрация в хвое всех изучаемых видов ели. Динамика олигосахаридов во время роста не одинакова у разных видов ели. Некоторые интродуценты сходны по данному показателю с аборигенным видом, а другие резко от него отличаются. Выявлены и другие особенности метаболизма углеводов у интродуцентов: у *P. obovata* и *P. mariana* уровень моносахаридов (глюкозы и фруктозы) намного ниже, чем у местного вида; в то время как у других интродуцентов он намного выше. Кроме того, у *P. omorica* и *P. pungens* в вегетационный период наблюдается наименьшее содержание крахмала, а у *P. obovata* его концентрация максимальна. Низкое содержание этого запасного углевода в хвое *P. pungens* в период вегетации можно объяснить его распадом до растворимых сахаров, количество которых необычайно высокое.

В целом интродуцированные виды ели, различаясь между собой и с местным видом по соотношению отдельных фракций углеводов, имеют общую стратегию адаптации к перенесению низких температур зимой. Вероятно, поэтому у всех изученных видов ели обмерзание побегов не наблюдалось.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Веретенников А. В. Физиология растений с основами биохимии. Воронеж, 1987. 255 с.

Кретович В. Л. Биохимия растений. М., 1980. 445 с.

Либберт Э. Физиология растений. М., 1976. 580 с.

Новицкая Ю. Е. Физиологические и биохимические процессы у ели в елово-лиственных насаждениях Севера // Вопросы селекции, семеноводства и физиологии древесных пород Севера. Петрозаводск, 1967. С. 140—166.

Новицкая Ю. Е. Особенности физиолого-биохимических процессов в хвое и побегах ели в условиях Севера. Л., 1971. 117 с.

Сергеева К. А. О физиологической и биохимической природе глубокого покоя древесных растений // Симпозиум по физиологии глубокого покоя древесных растений. Уфа, 1969. С. 15—17.

Сергеева К. А. Физиологические и биохимические основы зимостойкости древесных растений. М., 1971. 174 с.

Софронова Г. И. Углеводный обмен // Физиолого-биохимические основы роста и адаптации сосны на Севере. Л., 1985. С. 30—56.

Софронова Г. И., Трубино Г. И., Шредерс С. М., Макаревский М. Ф. К методике количественного определения углеводов в вегетативных органах сосны обыкновенной // Физиолого-биохимические исследования сосны на Севере. Петрозаводск, 1978. С. 119—133.

Судачкова Н. Е., Гирс Г. И., Прокушкин С. Г. и др. Физиология сосны обыкновенной. Новосибирск, 1990. 248 с.

Тимофеева Г. М., Сергеев Л. И. Динамика моно- и олигосахаридов в годичном цикле древесных растений // Физиология и биохимия зимостойкости древесных растений. Уфа, 1974. С. 112—118.

Туманов И. И. Физиология закаливания и морозостойкости растений. М., 1979. 352 с.

Петрозаводский государственный университет
Институт леса КНЦ РАН
Петрозаводск

Получено 15 IV 1996

SUMMARY

Investigation was carried out in the middle part of the taiga (South Karelia). The dynamics of main carbohydrates were studied in the needles of several introduced species of *Picea*. It was found that the change of content of different carbohydrate fraction goes parallel with the succession of phenological phases. The obvious changes in the ammount of starch, fructose and oligosaccharides were found during the period of growth cessation and begining of dormancy. Similarities and differences in dynamics of carbohydrates in needles among native introduced species were recorded.

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ

УДК 581.9 (571.65) : 582.394

© М. Г. Хорева, А. Н. Беркутенко

POLYSTICHUM LONCHITIS (DRYOPTERIDACEAE) В МАГАДАНСКОЙ ОБЛАСТИ

M. G. KHOREVA, A. N. BERKUTENKO. POLYSTICHUM LONCHITIS (*DRYOPTERIDACEAE*) IN THE MAGADAN REGION

Приведены сведения о находках *Polystichum lonchitis* — нового рода папоротника для флоры Магаданской обл. Дан краткий обзор реликтовой флоры Кони-Пьягинского массива.

Polystichum lonchitis (L.) Roth, представитель нового рода сосудистых растений для флоры Магаданской обл., найден во время экспедиционных работ в 1995 г. на побережье залива Бабушкина (северное побережье Охотского моря между полуостровами Кони и Пьягина) и в 1996 г. на о-ве Кони.

Местонахождения

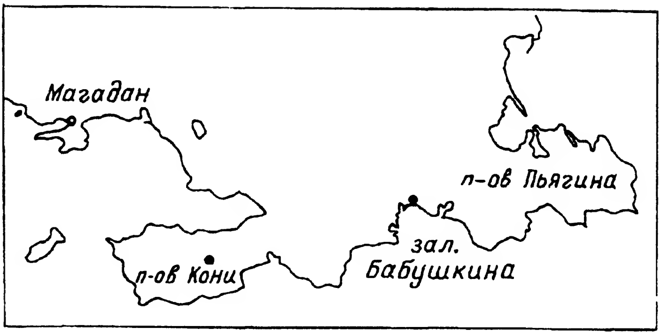
1. Магаданская обл., Ольский р-н, побережье залива Бабушкина, у подножия горы Бабушкина, в распадке среди камней, очень редко, 12 VII 1995, А. В. Кондратьев (59°16′ с. ш., 153°38′ в. д., около 30 м над ур. м.).

Популяция находится во влажном распадке, примыкающем к ручью с водопадом. Немногочисленные группы *P. lonchitis* соседствуют с отдельными куртинами *Spiraea beauverdiana* Schneid., *Woodsia ilvensis* (L.) R. Br., *Saxifraga nelsoniana* D. Don. В напочвенном покрове — зеленые мхи (70 % проективного покрытия), по бортам распадка — *Salix sphenophylla* A. Skvorts. В середине июля растения *Polystichum lonchitis* находились в стадии спороношения, сорусы выражены хорошо.

2. Магаданская обл., Ольский р-н, п-ов Кони, верховье р. Умара, оз. Умара, среди камней, очень редко, 3 IX 1996, А. Н. Беркутенко (59°01′ с. ш., 151°50′ в. д.).

В разнотравно-кустарничковом сообществе на уступах между камнями (*Rhododendron camtschaticum* Pall., *Sieversia pusilla* (Gaertn.) Hult., *Salix arctica* Pall., *Geranium erianthum* DC., *Veratrum oxysepalum* Turcz., *Trollius membranostylis* Hult., *Erigeron eriocephalus* J. Vahl, *Aconitum delphinifolium* DC., *Artemisia arctica* Less., *Valeriana capitata* Pall. ex Link, *Phyllodoce coerulea* (L.) Bab.) были встречены 2 растения *Polystichum lonchitis*. В нескольких метрах ниже по каменистому, заросшему мхом дну ручья было обнаружено еще 4 разных по размеру растения *P. lonchitis* в окружении *Saussurea nuda* Ledeb., *Mertensia rivularis* (Turcz.) DC., *Chamaenerion angustifolium* (L.) Scop., *Veratrum oxysepalum*, *Anemonastrum sibirica* (L.) Holub, *Primula cuneifolia* Ledeb., *Aruncus dioicus* (Walt.) Fern., *Aconitum ajanense* Steinb., *Saxifraga nelsoniana*. Небольшое ледниковое оз. Умара расположено на высоте 700 м над ур. м. в ледниковом цирке в зоне нивации. Окружающие горы имеют высоты более 1000 м над ур. м. Всего в окрестностях этого озера было зарегистрировано 105 видов сосудистых растений, среди которых следует отметить такие высокогорные виды, как *Pennellianthus frutescens* (Lamb.) Crosswhite, *Salix magadanensis* Nedoluzhko, *Scorzonera radiata* Fisch. ex Ledeb., *Cardamine pedata* Regel et Til., *C. bellidifolia* L., *Crepis chrysantha* (Ledeb.) Turcz., *Sibbaldia procumbens* L., *Cryptogramma acrostichoides* R. Br. Здесь произрастают *Pinus pumila* (Pall.) Regel, *Betula divaricata* Ledeb., а также *Spiraea beauverdiana*, *Rhododendron aureum* Georgi, *Pentaphylloides fruticosa* (L.) O. Schwarz. Кроме того, встречены 1 невысокое деревце *Larix dahurica* Laws. и 1 молодое растение *Betula lanata* (Regel) V. Vassil. на склоне (каменноберезовый лес расположен близ моря и виден при подъеме на горы). 1 августа растения, образующие альпийские луговины, а также *Pennellianthus frutescens*, образующий заросли среди россыпей камней, имели пик цветения, а близ снежников растения бутонизировали.

В Магаданской обл. произрастают 25 видов папоротникообразных из 13 родов (Хохряков, 1985; Цвелев, 1991): 6 видов обычны и распространены равномерно по территории области, 5 видов встречаются в бассейне верхнего и среднего течения



Местонахождение *Polystichum lonchitis* в Магаданской обл.

р. Колымы и на Чукотке, 6 — исключительно в Прибрежно-Охотском флористическом районе (побережье Охотского моря примерно на 50 км в глубь материка от западных границ области до основания Гижигинской губы (Хохряков, 1985)) и 8 видов с преимущественным распространением в Охотии (встречаются также локально на Колыме и Чукотке, причем на Чукотке типичные для них местообитания — окрестности горячих источников). Таким образом, 20 из 25 видов, т. е. 80 % видового разнообразия *Polypodiophyta* Магаданской обл., сосредоточены в пределах Прибрежно-Охотского флористического района. Отметим, что среди всех видов только *Polypodium sibiricum* Sipl., распространенный на побережье Тауйской губы к западу от г. Магадана, обладает жесткими зимующими вайями. *Polystichum lonchitis* — также вечнозеленый многолетник с кожистыми вайями, перисторассеченными на своеобразные заостренно-зубчатые, резко неравнобокие сегменты.

Космополитный род *Polystichum* Roth включает в себя около 200 видов, распространенных в тропиках, субтропиках и отчасти в умеренной зоне обоих полушарий. В пределах бывшего СССР произрастают 11 видов. Довольно богато род представлен на Дальнем Востоке. Например, для флоры Японии известен 21 вид (Ohwi, 1965), в пределах Дальнего Востока России — 6 видов (Цвелев, 1991).

Polystichum lonchitis — циркумбореальный вид с дизъюнктивным ареалом, встречается на скалах, осыпях, каменистых склонах в лесной и альпийской зонах. Описан из Швейцарии как *Polypodium lonchitis* L. Ареал вида охватывает Скандинавию, Исландию, Великобританию, горы средней и южной Европы, север европейской России, Средний Урал, Крым, Кавказ, горы Малой и Средней Азии, Гималаи, Западную и Восточную Сибирь (почти не заходит восточнее оз. Байкал). В Северной Америке ареал вида занимает Тихоокеанское побережье от Кенайского п-ова до Калифорнии, имеются местонахождения на западе Аляски и Алеутских островах и фрагменты ареала в районе Великих озер и на п-ове Лабрадор. В Гренландии вид достигает 69° с. ш. На Дальнем Востоке вид встречается в Японии, на о-ве Сахалин, п-ове Камчатка (самое северное местонахождение — 61°15′ с. ш., Корякия, бухта Наталии) и Командорских о-вах, указывается для Северных Курил (Определитель..., 1981; Пономарева, Яницкая, 1991; Цвелев, 1991; Hulten, 1968). Поскольку *Polystichum lonchitis* на Камчатке встречается преимущественно на восточном побережье, можно предположить, что дальневосточная часть ареала смыкалась с западно-североамериканской в эпохи полного осушения берингийского шельфа. Изолированные местонахождения *P. lonchitis* в Магаданской обл. являются крайними северо-западными точками в дальневосточной части ареала этого вида (см. рисунок). Ближайшее к ним местонахождение *P. lonchitis* находится на Камчатке, примерно в 500 км к востоку.

Нужно заметить, что на Дальнем Востоке *P. lonchitis* распространен только на островах и п-ове Камчатка, а в материковой части Охотии, в Приморье и в Приамурье его нет. Местонахождения в заливе Бабушкина и на п-ове Кони в известном смысле не являются исключением из этого правила. Участок берега, ограниченного полуостровами Кони и Пьягина, образует выступ материка 230 км дл. и около 40 км шир., с общим перешейком около 100 км в длину. С севера эта с основном гористая территория ограничена Ямско-Ланковской депрессией. Кони-Пьягинский массив обособлен и в геологическом отношении как часть древней Удско-Мургальской островной дуги, причлененной к краю сформировавшегося континента в начале альбского времени (поздний мел). Здесь, в Кони-Пьягинской структуре, самые древние отложения представлены позднетриасовыми вулканическими (андезиты, базальты, туфы) и осадочными (песчаники, алевролиты, аргиллиты) породами. Наиболее широко развиты вулканогенные и осадочные породы юрского и раннемелового возраста, интрузированные гранитоидами раннемелового и позднемелового возраста. Внедрение последних связано с развитием на новом краю континента гигантского по протяженности Охотско-Чукотского вулканогенного пояса, вулканические толщи которого перекрыли местами геологические комплексы бывшей Удско-Мургальской островной дуги (The tectonic map ..., 1979; Паланджян, устное сообщение).

Полуостровное положение усугубляет влияние на растительность летом — холодных морских туманов, зимой — штормовых ветров с северо-востока. Поэтому в западной части п-ова Кони и восточнее бухты Средней в заливе Бабушкина нет лиственничников, кроме нескольких фрагментов в долинах рек. Каменноберезняки, наиболее характерные для п-ова Кони, постепенно исчезают к востоку. На необлесенных пространствах преобладают заросли кустарников, гольцы и кустарничковые тундры. Равнины и пологие шлейфы заняты кочкарной тундрой (*Carex lugens* H. T. Holm, *Eriophorum vaginatum* L.) с термокарстовыми озерами и нередко заболочены.

Флора представлена разнородными элементами, в том числе видами континентального и океанического склада, южного и северного происхождения, а также эндемиками Североохотского побережья (например, *Saxifraga derbekii* Sipl., *Salix magadanensis* Nedoluzhko, *Corydalis magadanica* A. Khokhr., *Magadania victoris* (Schischk.) M. Pimen et Lavrova, *M. olaensis* (Gorovoi et N. S. Pavlova) M. Pimen. et Lavrova). Среди реликтовых видов Колымского нагорья А. П. Хохряков (1976, 1979) выделял 3 группы: арктотретичные (тургайские), ксерофитные и арктические реликты. На севере Охотского побережья во многих рефугиумах сохранились арктотретичные реликты, представленные видами разнообразной экологии. Хохряков (1979) отмечал, что островное и полуостровное положение способствовало сохранению остатков плиоцен-плейстоценовой приморской флоры (как в отношении большого количества видов, так и их обилия). На п-ове Кони, во флоре которого насчитывается не менее 525 видов сосудистых растений (Мочалова и др., 1995), в пойменных лесах и каменноберезняках обычны и обильны лесные мезофитные реликты (*Streptopus amplexifolius* (L.) DC., *Anemonidium dichotomum* (L.) Holub., *Anemonoides debilis* (Turcz.) Holub., *Clematis fusca* Turcz., *Lonicera chamissoi* Bunge ex P. Kir., *Senecio cannabifolius* Less. и др.). Для других местообитаний характерны *Sibbaldia procumbens*, *Carex micropoda* C. A. Mey., *Cardamine pedata*, *Naumburgia thyrsiflora* (L.) Reichenb., *Nuphar pumila* (Timm) DC. и др. С п-ова Пьягина, изученного значительно хуже, известны *Cacalia auriculata* DC., *Ranunculus eschscholtzii* Schlecht., *Viola mauritti* Tepl., *Drosera anglica* Huds., а с побережья залива Бабушкина — *Oxalis acetosella* L. (Кузнецова, 1995). Такие реликтовые виды, как *Carex ktausipali* Meinsh., *Cassiope lycopodioides* (Pall.) D. Don, *Pennelianthus frutescens*, *Cryptogramma acrostichoides* R. Br., нередко доминируют в соответствующих сообществах. В пределах описываемой территории встречаются также ксерофитные (*Caragana jubata* (Pall.) Poir.), арктические и арктоальпийские (*Pedicularis villosa* Ledeb. ex Spreng., *Carex ledebouriana* C. A. Mey. ex Trev., *Primula borealis* Duby, *Ranunculus pallasii* Scheicht., *Saxifraga bracteata* D. Don, *Cardamine victoris* N. Busch., *Delphinium brachycentrum* Ledeb.) реликты, присутствие которых связано с миграциями ксерофитных и арктических видов вдоль Охотского побережья в криоаридные фазы плейстоцена.

Флора Кони-Пьягинского массива заслуживает дальнейшего изучения как весьма перспективная в смысле новых находок, интересных для анализа флоры Северной Охотии в целом.

Собранные образцы *Polystichum lonchitis* хранятся в гербарии Института биологических проблем Севера ДВО РАН, дублеты переданы в LE.

Выражаем свою признательность А. В. Кондратьеву за переданный им гербарий, собранный в июле—августе 1995 г. на побережье залива Бабушкина и на п-ове Пьягина, а также А. В. Ложкину и П. Андерсон, благодаря которым мы смогли на вертолете попасть в ранее не посещавшееся ботаниками место на п-ове Кони.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Кузнецова М. Г. О находке *Oxalis acetosella* (*Oxalidaceae*) на юге Магаданской области // Бот. журн. 1995. Т. 80. № 8. С. 116—117.

Мочалова О. А., Беркутенко А. Н., Кузнецова М. Г. Сосудистые растения полуострова Кони (северное побережье Охотского моря) // Бот. журн. 1995. Т. 80. № 12. С. 46—63.

Определитель сосудистых растений Камчатской области. М., 1981. 411 с.

Пономарева Е. О., Яницкая Т. О. Растительный покров Командорских островов // Природные ресурсы Командорских островов. М., 1991. С. 59—98.

Хохряков А. П. Реликтовые элементы флоры Колымского нагорья и прилегающей части Охотии в пределах Магаданской области // Бот. журн. 1976. Т. 61. № 11. С. 1564—1578.

Хохряков А. П. Убежища мезофильных реликтовых элементов флоры на севере Охотского побережья и в бассейне верхнего течения Колымы // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1979. Т. 84. Вып. 6. С. 84—97.

Хохряков А. П. Флора Магаданской области. М., 1985. 396 с.

Цвелев Н. Н. Отдел папоротниковидные — *Polypodiophyta* // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. СПб., 1991. Т. 5. С. 9—94.

Hulten E. Flora of Alaska and neighbouring territories. Stanford; California, 1968. 1008 p.

Ohwi J. Flora of Japan. Washington, 1965. 1067 p.

The tectonic map of the eastern USSR and adjacent areas, 1 : 2 500 000 scale / Ed. by S. M. Tilman. 1979.

Институт биологических проблем Севера ДВО РАН
Магадан

Получено 14 II 1996

SUMMARY

The finding of fern *Polystichum lonchitis* (L.). Roth in the south of Magadan region is reported. It is the new fern genus for the flora of this region. A short review of relict flora of the Koni-Pjaginskij massif is given.

УДК 577.472 (470.111)

Бот. журн., 1997 г., т. 82, № 6

© Н. В. Вехов, А. Н. Кулиев

НОВЫЕ ВИДЫ ЦВЕТКОВЫХ РАСТЕНИЙ ДЛЯ ФЛОРЫ ОСТРОВОВ И МАТЕРИКОВОГО ПОБЕРЕЖЬЯ ЗАПАДНОЙ ЧАСТИ ПРОЛИВА ЮГОРСКИЙ ШАР

N. V. VEKHOFF, A. N. KULIEV. NEW SPECIES OF FLOWERING PLANTS FOR THE FLORA OF ISLANDS AND SHORES OF WESTERN PART OF THE YUGORSK SHAR STRAIT

В 1995 г. авторами в восточной части евро-арктического Баренцева региона обнаружены настоящие водные цветковые растения (*Potamogeton pectinatus* — о-ва Матвеев и Вайгач, *Sparganium hyperboreum* — о-в Вайгач, *Batrachium eradicatum* — о-в Матвеев, *B. divaricatum* — северное побережье Югорского п-ова). Кроме них в регионе выявлены новые местонахождения наземных видов цветковых *Tofieldia pusilla*, *Betula nana*, *Potentilla egedii*, *Taraxacum officinale* и *T. platylepium*. Все эти виды произрастают только в естественных биотопах, кроме *T. officinale*, который был собран только на территории пос. Варнек (видимо, он является представителем антропохорной флоры региона, заносным видом).

В ботаническом отношении новоземельско-вайгачский островной регион и прилегающие с юга хребет Пай-Хой на Югорском п-ове, северо-восток Большеземельской тундры и Полярный Урал относятся к наиболее изученным территориям как Российской Арктики, так и всей северной полярной области. Основные флористические исследования здесь проводились в первой трети XX в. (Толмачев, 1923, 1931, 1936, 1937), и главные их результаты легли в основу информации, приведенной в сводке «Арктическая флора СССР» (1960—1987). Однако в последние 10—15 лет появились существенные дополнения к ней (Железнова, Лавренко, 1981; Кулиев, Морозов, 1988; Морозов, Кулиев, 1990, 1994а, б), которые могут привести к уточнению гипотезы А. И. Толмачева (1930) о направлениях флорогенеза на о-вах Новая Земля и Вайгач. В этом плане новые флористические находки представляют большой интерес.

8—12 сентября 1995 г. авторы в ходе работ Морской арктической комплексной экспедиции (МАКЭ) провели ботанические сборы в восточной части евро-арктического Баренцева региона. Были обследованы юго-западная часть о-ва Вайгач (окр. пос. Варнек, 69°40′ с. ш., 60°05′ в. д.), небольшие по площади острова в западной части пролива Югорский Шар: о-в Местный (10—15 км к северо-западу от пос. Амдерма, 69°55′ с. ш., 61°10′ в. д.), о-в Матвеев (60 км к западу от юго-западной оконечности о-ва Вайгач, 58°30′ с. ш., 69°15′ в. д,), материковое побережье Югорского п-ова (4—7 км к востоку от пос. Хабарово, между устьями рек Хараяха и Большая Нгою, 69°35′ с. ш., 60°25′ в. д.).

В настоящем сообщении приводятся новые сведения о находках цветковых растений в указанных точках. Названия растений даны по сводкам А. П. Белавской (1994) и С. К. Черепанова (1981). Распространение видов дано по основным региональным флористическим сводкам (Арктическая..., 1960—1987; Флора..., 1974—1976) и дополнено информацией из цитируемых далее первоисточников.

Potamogeton pectinatus L. Плюризональный вид. Обычен в естественных и подверженных антропогенному воздействию озерах и водотоках с заиленным песчано-глинистым дном в субарктических тундрах (Лащенкова, 1974; Морозов, Кулиев, 1990; Вехов, 1994). На арктических островах известны локальные участки ареала вида (Богдановская-Гиенэф, 1938; Вехов, Кулиев, 1995). Ныне самые северные среди известных точек его распространения на арктических островах — юго-восточная оконечность Южного о-ва архипелага Новая Земля, а на материковом побережье — северная оконечность Югорского п-ова.

В 1995 г. этот вид рдеста был найден авторами на двух островах: на о-ве Вайгач в окр. пос. Варнек в озере (250 м дл., 30—70 м шир., 0.4—1.5 м гл.) у восточной окраины поселка, близ загона для оленей, в 0.4—0.5 км от моря; на о-ве Матвеев в трех самых крупных озерах (300—700 м дл., 50—300 м шир., 0.5—4.0 м гл.). В первом случае были отмечены заросли *P. pectinatus* разной густоты, а также отдельные экземпляры по всей акватории водоема на сильно заиленных песчано-глинистых с галькой грунтах, а во втором — редкие заросли и единичные особи в прибрежной части на глубине 0.5—1.0 м на песчано-глинисто-галечниковых с валунами и песчано-галечниковых грунтах. Во всех водоемах рдест обильно плодоносил, а на мелководьях отмечены массовые поселения молодых вегетативных особей.

Находки *P. pectinatus* в 1994 г. на юге Южного о-ва Новой Земли (п-ов Пиритовый — Вехов, Кулиев, 1995) и в 1995 г. на островах пролива Югорский Шар свидетельствуют о том, что современный ареал этого вида рдеста более обширен, чем это принято считать (Лащенкова, 1974). Локальные местообитания на ряде арктических островов (о-в Колгуев, Богдановская-Гиенэф, 1938; Южный о-в Новой Земли, Вехов, Кулиев, 1995; острова Вайгач и Матвеев, настоящее сообщение), видимо, являются остаточными местонахождениями, свидетельствами его более обширного ареала эпохи голоценового климатического максимума.

Sparganium hyperboreum Laest. Гипоарктический циркумполярный вид. До сих пор был неизвестен на островах восточной части Баренцева региона.

Обнаружен на о-ве Вайгач в мелких озерах близ пос. Варнек, в том числе вместе с *Potamogeton pectinatus*. *Sparganium hyperboreum* растет куртинами и единичными особями вне полосы прибрежных зарослей из *Arctophila fulva* (Trin.) Anderss., *Carex aquatilis* Wahlenb. subsp. *stans* (Drej.) Hult., *Hippuris vulgaris* L. Растения *Sparganium hyperboreum* отцвели, плодоносили; в водоемах также широко распространены заросли из молодых, неплодоносящих особей ежеголовника.

Tofieldia pusilla (Michx.) Pers. Арктоальпийский циркумполярный вид. Обычное растение тундровой зоны. На о-ве Вайгач встречается на побережье губы Долгой (Морозов, Кулиев, 1994 а).

В 1995 г. обнаружены новые местонахождения на о-ве Вайгач в пятнистых тундрах с близким залеганием карбонатных пород в окр. пос. Варнек. Этот вид характерен и для пятнистых тундр о-ва Матвеев. В обоих местах растения плодоносили.

Betula nana L. Гипоарктический вид, тяготеющий к приатлантическим районам Арктики. Северная граница ареала совпадает с морским побережьем. На о-ве Вайгач до 1991 г. не был известен (Орлова, 1976), а в 90-е годы здесь выявлены 2 точки произрастания карликовой березы (Морозов, Кулиев, 1994а).

В 1995 г. этот вид отмечен авторами на каждом из обследованных островов. В южной части о-ва Местный *B. nana* встречается на выходах коренных пород среди кустарничков; на о-ве Матвеев довольно часто появляется в кустарничковых тундрах и на участках с близким залеганием карбонатных пород; в окр. пос. Варнек на юго-западе о-ва Вайгач на вершинах гряд *B. nana* образует редкие заросли среди ив.

Batrachium eradicatum (Laest.) Fries. Южная граница распространения вида — Южная Европа, Закавказье и Казахстан. Северная граница в европейской части России проходит на востоке Большеземельской тундры — по западному берегу Хайпудырской губы, долинам правых притоков р. Коротаиха (Мартыненко, 1974), центральной части Пай-Хоя (Морозов, Кулиев, 1994б) и южной части о-ва Вайгач (Морозов, Кулиев, 1994а).

В 1995 г. *B. eradicatum* собран авторами на о-ве Матвеев, в мелких озерах (50—250 м дл., 5—100 м шир., до 1.5 м гл.) близ самой высокой точки острова (у триангуляционного знака ≪11.0 м над ур. моря≫), на песчано-глинистых обнажениях среди гальки и валунов в прибрежной части на глубине 0.5 м.

Ранее (в 1994 г.) *B. eradicatum* был обнаружен авторами на обоих островах Новой Земли (Вехов, Кулиев, 1995). На Северном о-ве *B. eradicatum* собран на побережьях губ Митюшиха (в прибрежье, в неглубоком озере на илистых участках галечниковоглинистых грунтов) и Белужья (залив Тюлений) (среди гальки в прибрежье), а на Южном о-ве был найден на побережье губы Белушья, в хорошо прогреваемых озерках с илистым дном.

Вероятно, на крайнем северо-востоке Европы ареал *B. eradicatum* более обширен, нежели это трактовалось ранее (Мартыненко, 1974). Сплошное распространение характерно для Большеземельской тундры (Вехов, 1994). Севернее, на материковой суше и островах Баренцева моря, ныне известны лишь локальные местонахождения *B. eradicatum* — на Югорском п-ове, о-ве Вайгач и архипелаге Новая Земля (Вехов, Кулиев, 1995; настоящая статья). Возможно, как и для *Potamogeton pectinatus*, эти остаточные участки ареала *Batrachium eradicatum* сохранились от более обширной области распространения с периода голоценового климатического максимума.

Batrachium divaricatum (Schrank) Schur. Бореальный голарктический вид. Обитает в реках, озерах, на глубине до 2 м и на мелководьях.

В 1995 г. *B. divaricatum* обнаружен авторами на побережье Югорского п-ова, в проточном озере (250—300 м дл., 50—100 м шир, до 2.5 м гл.) среди песчаных холмов, в 0.4—0.5 км от берега моря. Этот вид шелковника образует обширные заросли по дну всей акватории озера. Плодоносил.

До выявления этого местообитания самое северное известное местонахождение *B. divaricatum* на Югорском п-ове было отмечено в центральной части Пай-Хоя (окр. оз. Падея-То, Морозов, Кулиев, 1994б). Ныне известный северный предел распространения вида проходит по побережью Югорского п-ова.

Potentilla egedii Wormsk. Циркумполярный вид, распространенный по морским побережьям. Указывается для восточного и западного побережий Югорского п-ова (Юрцев, 1984). На о-ве Вайгач был собран в устье р. Красной (Железнова, Лавренко, 1981).

В 1995 г. авторами встречен на побережье Югорского п-ова в устье р. Хараяха, на песчаном пляже за зарослями волоснеца; на о-ве Матвеев в прибрежной полосе озера, лежащего в глубине бывшего морского залива, отделенного от моря насыпью. В обоих пунктах сбора растения обильно плодоносили.

Таким образом, сейчас локальные популяции *P. egedii* известны как на материковом морском побережье, так и на удаленных от берега островах пролива Югорский Шар.

Taraxacum officinale Wigg. Плюризональный евразиатский вид. Обитает главным образом в населенных пунктах (Цвелев, 1987).

В 1995 г. несколько цветущих экземпляров было собрано на о-ве Вайгач, в пос. Варнек.

Taraxacum platylepium Dahlst. Таймыро-новоземельский вид. Самая южная точка его ареала — юго-западная часть Южного о-ва Новой Земли, где он произрастает на каменистых склонах невысоких гор, гряд (Цвелев, Юрцев, 1987).

В 1995 г. был найден в южной части о-ва Вайгач, у мыса Дьяконова, в нижней части склона известняковой гряды, в разреженных разнотравных группировках.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Арктическая флора СССР / Под ред. А. И. Толмачева и Б. А. Юрцева. Л., 1960—1987. Вып. 1—10.

Белавская А. П. Водные растения России и сопредельных государств (прежде входящих в СССР). СПб., 1994. 64 с.

Богдановская-Гиенэф И. Д. Новые данные о флоре острова Колгуева // Проблемы Арктики. Л., 1938. № 2. С. 173—178.

Вехов Н. В. Флора сосудистых растений в водораздельных озерах востока Большеземельской тундры // Бот. журн. 1994. Т. 79. № 12. С. 1—12.

Вехов Н. В., Кулиев А. Н. Комплекс гидрофильных растений в водоемах архипелага Новая Земля (восточная часть Баренцевоморского региона) // Четвертая Всероссийская конференция по водным растениям (тез. докл.). Борок, 1995. С. 18—20.

Железнова Г. В., Лавренко А. Н. О новых для острова Вайгач видах растений // Бот. журн. 1981. Т. 66. № 4. С. 592—595.

Кулиев А. Н., Морозов В. В. Флористические находки на востоке Большеземельской тундры и на Полярном Урале // Бот. журн. 1988. Т. 73. № 3. С. 443—447.

Лащенкова А. Н. Potamogeton pectinatus L. // Флора северо-востока европейской части СССР. Л., 1974. Т. 1. С. 81.

Мартыненко В. А. Batrachium eradicatum (Laest.) Fries. // Там же. 1974. Т. 1. С. 24.

Морозов В. В., Кулиев А. Н. Материалы к познанию флоры Югорского полуострова и хребта Пай-Хой // Бот. журн. 1990. Т. 75. № 11. С. 1603—1610.

Морозов В. В., Кулиев А. Н. Новые виды сосудистых растений для флоры острова Вайгач // Бот. журн. 1994а. Т. 79. № 11. С. 95—99.

Морозов В. В., Кулиев А. Н. Флористические находки в тундрах северо-востока Европейской России // Бот. журн. 1994б. Т. 79. № 12. С. 76—85.

Орлова Н. И. Betula nana L. // Флора северо-востока европейской части СССР. Л., 1976. Т. 2. С. 155.

Толмачев А. И. Ботанико-географические работы в районе Югорского Шара в 1921 и 1922 гг. // Известия ГБС. 1923. Т. 22. Вып. 2. С. 117—134.

Толмачев А. И. О происхождении флоры Вайгача и Новой Земли // Тр. Бот. Музея АН СССР. 1930. Т. 22. С. 181—205.

Толмачев А. И. Материалы для флоры европейских арктических островов // Журн. Русск. бот. о-ва. 1931. Т. 16. № 5—6. С. 460—472.

Толмачев А. И. Новые данные о флоре острова Вайгач // Бот. журн. 1936. Т. 21. № 1. С. 80—92.

Толмачев А. И. К флоре юго-западного побережья Карского моря // Бот. журн. 1937. Т. 22. № 2. С. 185—196.

Флора северо-востока европейской части СССР / Под ред. А. И. Толмачева. Т. 1—4. Л., 1974—1977.

Цвелев Н. Н. Taraxacum officinale Wigg. // Арктическая флора СССР. Л., 1987. Вып. 10. С. 273—274.

Цвелев Н. Н., Юрцев Б. А. Taraxacum platylepium Dahlst. // Там же. 1987. Вып. 10. С. 299.

Черепанов С. К. Сосудистые растения СССР. Л., 1981. 509 с.

Юрцев Б. А. Potentilla egedii Wormsk. // Арктическая флора СССР. Л., 1984. Вып. 9. Ч. 1. С. 230—233.

Российский научно-исследовательский институт
культурного и природного наследия
Минкультуры РФ и РАН
Москва

Получено 14 XII 1995

SUMMARY

The results of author's botanical collections made in 1995 on islands and continental shores of westwern part of the Yugor Peninsula (eastern part of the Barents Region) are discussed. Hydrophytes *Potamogeton pectinatus* was found on the islands Matveev and Vaigatc and *Sparganium hyperboreum* (for the first time in the region) on Vaigatc island is reported. New locations for *Batrachium eradicatum* in the Island Matveev and *B. divaricatum* on northern shore of the Yugor Peninsula are recorded. On islands and northern shores of the Yugor Peninsula, terrestrial species of flowering plants *Tofieldia pusilla, Betula nana, Potentilla egedii, Taraxacum officinale* and *T. platylepium* were found as well. All these species grow only in natural biotopes. *T. officinale* has been collected only on the territory of Village Varnek. It is evidently an anthropogenic, adventive element in the flora of the region.

ЧИСЛА ХРОМОСОМ

УДК 576.312.35. : 582.572.2 (479.2)

© А. И. Погосян

ЧИСЛА ХРОМОСОМ НЕКОТОРЫХ ВИДОВ ОДНОДОЛЬНЫХ ИЗ ЗАКАВКАЗЬЯ

A. I. POGOSIAN. CHROMOSOME NUMBERS IN SOME SPECIES OF MONOCOTYLEDONS FROM THE TRANSCAUCASIA

Allium albidum Fisch. ex Bieb., **2n = 16**. Армения, Туманянский р-н, гора Лалвар со стороны с. Кегут, юго-западные склоны, 2000 м над ур. м., 16 VI 1983, А. Погосян, № 121264 (ERE).

A. callidictyon C. A. Mey. ex Kunth, **2n = 16**. Азербайджан, Ордубадский р-н, окр. Ордубада, 28 VI 1986, Н. Ханджян, № 132508 (ERE); Джульфинский р-н, окр. Джульфы, горы Дарры-Даг, 28 VI 1986, Н. Ханджян, № 131946 (ERE).

A. eginense Freyen, **2n = 16**. Армения, Ахурянский р-н, Джаджурский перевал, восточные склоны, 12 VI 1981, Г. Файвуш, № 116185—116187 (ERE).

A. pseudoampeloprasum Miscz. ex Grossh., **2n = 16**. Армения, Азизбековский р-н, окр. с. Мартирос, дорога на с. Хндзорут, 23 VI 1987, А. Погосян, № 134069 (ERE).

A. saxatile Bieb., **2n = 16**. Армения, Гугаркский р-н, Базумский хр., окр. станции Памбак, 3 VIII 1979, К. Гусян, № 133145 (ERE); Зангезурский хр., гора Зандзалер, 2500—3200 м над ур. м., 3 VII 1986, С. Балоян, № 133203 (ERE).

A. scabriscapum Boiss. et Kotschy, **2n = 16**. Азербайджан, Джульфинский р-н, окр. с. Яйджи в 4 км от Джульфы, горы Дарры-Даг, 1000—1100 м над ур м., 9 VII 1983, Н. Ханджян, № 127782 (ERE).

A. schoenoprasum L., **2n = 48**. Армения, Мегринский р-н, Зангезурский хр. между горами Саридара и Цахкасар, 4 VII 1987, С. Балоян, № 134193 (ERE).

A. stamineum Boiss., **2n = 16**. Армения, Аштаракский р-н, гора Арагац, окр. крепости Амберд, 30 VII 1981, А. Погосян, М. Фишер, № 121645 (ERE).

A. umbilicatum Boiss., **2n = 16**. Армения, Мегринский р-н, окр. Агарака, урочище Хачи-дзор, 27 IV 1986, А. Погосян, № 133266 (ERE).

Asphodeline dendroides (Hoffm.) Woronow ex Grossh., **2n = 28**. Армения, Ехегнадзорский р-н, окр. с. Арени, 31 V 1977, А. Погосян, № 114002 (ERE).

A. lutea (L.) Reichenb., **2n = 28**. Грузия, Институт ботаники (TBI).

A. taurica (Pall. ex Bieb.) Endl., **2n = 28**. Армения, Ахурянский р-н, Ширакский хр., склоны над Джаджурским перевалом, 2000—2300 м над ур. м., 23 VII 1980, Г. Оганезова, № 117277 (ERE).

Eremurus spectabilis Bieb., **2n = 14**. Армения, Мегринский р-н, выше с. Бугакяр, лев. берег р. Меграгет, 9 VI 1978, Г. Оганезова, № 112770 (ERE).

Fritillaria caucasica Adams, **2n = 24**. Армения, Мегринский р-н, Таштунский перевал, 2600—2800 м над ур. м., 10 VI 1978, А. Погосян, № 112787 (ERE).

F. collina Adams, **2n = 24**. Армения, Гугаркский р-н, перевал между Меградзором и Гамзачиманом (ныне с. Мргаовит), альпийский луг, 15 VI 1983, А. Погосян, № 121790 (ERE); Туманянский р-н, гора Лалвар, привершинная скалистая зона, 2200—2500 м над ур. м., 8 VI 1984, А. Погосян, № 126685 (ERE).

F. kurdica Boiss. et Noë, **2n = 24**. Армения, Мегринский р-н, между пос. Айгедзор и урочищем Бугакяр, 13 V 1979, Г. Оганезова, № 143181 (ERE).

Gagea glacialis C. Koch, **2n = 48**. Грузия, хр. Цхра-Цкаро, 5 V 1982, Т. Мардалейшвили (TBI).

Galanthus aplinus Sosn., **2n = 24**. Армения, Ноемберянский р-н, окр. с. Кохб, урочище Цамак Гоби, 25 III 1981, А. Погосян, № 109205 (ERE).

G. transcaucasicus Fomin, **2n = 24**. Армения, Кафанский р-н, окр. с. Цав, гора Навс, дубово-грабовый лес, 2000 м над ур. м., 4 VII 1972, Э. Габриэлян, № 113440 (ERE).

Hyacinthella atropatana (Grossh.) H. Mordak et Zakharyeva, **2n = 22**. Азербайджан, Ордубадский р-н, окр. с. Билав, 25 IV 1986, А. Погосян, № 131942 (ERE).

Merendera mirzoevae Gabr., **2n = 18**. Армения, Шамшадинский р-н, между селами Норашен и Наур, 2 V 1971, Э. Габриэлян, № 112836 (ERE).

Nectaroscordum tripedale (Trautv.) Grossh., **2n = 18**. Азербайджан, Ордубадский р-н, отроги Малого Союха, 1700—2000 м над ур. м., 4 V 1982, А. Погосян, № 121792 (ERE).

Ornithogalum brachystachys C. Koch, **2n = 14**. Армения, Мегринский р-н, окр. с. Алдара, 8 VI 1982, А. Погосян, № 121769 (ERE).

O. gussonei Ten., **2n = 14**. Армения, Красносельский р-н, гора Мургуз со стороны с. Геликенд, 2500—3000 м над ур. м., 30 VI 1982, Ш. Оганезова, № 119868 (ERE).

O. montanum Cyr., **2n = 20**. Азербайджан, Ордубадский р-н, отроги горы Капудкжих, окр. с. Алага, 5 VI 1982, А. Погосян, № 119880 (ERE).

O. sigmoideum Freyn et Sint., **2n = 24**. Армения, Кафанский р-н, вершина горы Хуступ со стороны с. Шишкерт, 3100—3150 м над ур. м., 5 VII 1979, А. Погосян, № 113486 (ERE).

Polygonatum polyanthemum (Bieb.) Dietr., **2n = 18**. Армения, Иджеванский р-н, окр. с. Тала, 1400 м над ур. м., 30 V 1980, А. Погосян, 117273 (ERE).

Scilla mischtschenkoana Grossh., **2n = 12**. Азербайджан, Ордубадский р-н, окр. Ордубада, южные отроги Малого Союха, 4 IV 1982, Г. Оганезова, № 119603 (ERE).

S. rosenii C. Koch, **2n = 12**. Армения, Амасийский р-н, яйла с. Гюлиджа, заболоченный распадок, 2350 м над ур. м., 8 VII 1978, Г. Файвуш, № 122888 (ERE).

Институт ботаники НАН Армении
Ереван

Получено 26 XI 1996

ИСТОРИЯ НАУКИ

УДК 92 (47+57) : 58

© К. В. Манойленко

А. С. ФАМИНЦЫН — ПЕРВЫЙ ПОЧЕТНЫЙ ПРЕЗИДЕНТ РУССКОГО БОТАНИЧЕСКОГО ОБЩЕСТВА

K. V. MANOJLENKO. A. S. FAMINTSIN, THE FIRST HONOURARY PRESIDENT OF THE RUSSIAN BOTANICAL SOCIETY

Этой высокой чести академик Андрей Сергеевич Фаминцын (1835—1918) был удостоен в 1916 г. при основании РБО.

Известно, что имя Фаминцына в течение длительного времени в силу идеологических установок замалчивалось. Оно связывалось с антидарвинизмом, витализмом, идеализмом. Только благодаря соединенным усилиям ботаников, историков науки, философов была восстановлена справедливость, убедительно доказана ошибочность этих оценок. К настоящему времени о Фаминцыне уже опубликован ряд материалов: «Ботанический журнал» выступил со статьей Е. М. Сенченковой (1960), содержащей объективный анализ деятельности ученого; в 1978 г. в Ленинграде с участием широкой научной общественности прошло первое совещание, посвященное памяти А. С. Фаминцына, приуроченное к 60-летию со дня его смерти. По итогам совещания был издан сборник «Андрей Сергеевич Фаминцын. Жизнь и научная деятельность» (1981); в декабре 1995 г. в Санкт-Петербурге состоялась конференция, связанная со 160-летием со дня рождения академика; наконец, в серии «Научно-биографическая литература» вышла в свет монография Б. П. Строгонова (1996) — итог многолетних и плодотворных исследований. Вместе с тем творческая личность такого масштаба, его труды, опережавшие свое время, многогранная научно-организационная деятельность, будучи яркой страницей в истории ботаники и Российской академии наук, постоянно привлекают внимание исследователей. Всегда остается место для новых публикаций, ибо каждый штрих к биографии такого ученого, каждое дополнительное документальное свидетельство о его работе представляют интерес для современных ботаников, деятелей науки и культуры. (В частности, были бы интересны более подробные данные о его семье и особенно брате — Александре Сергеевиче Фаминцыне, известном музыковеде, композиторе, историке музыки. Его научное наследие хранится в Рукописном отделе Российской национальной библиотеки (Ф. 805. Оп. 1). Обоих братьев связывали узы тесной дружбы).

Андрей Сергеевич Фаминцын явился создателем петербургской школы ботаников-физиологов, которая пользовалась и пользуется авторитетом не только в России, но и далеко за ее пределами. Вокруг него группировались ботаники, которые внесли существенный вклад в познание структуры и функций растения, в разработку проблем фотосинтеза, дыхания и брожения, водного обмена, роста, движения, устойчивости (О. В. Баранецкий, А. Ф. Баталин, И. П. Бородин, Д. И. Ивановский, Д. Н. Нелюбов, В. В. Половцев, А. А. Рихтер).

К числу заслуг Фаминцына относятся основание им в 1861 г. в Петербургском университете первого в России самостоятельного курса лекций по физиологии растений и организация в 1890 г. при Академии наук Кабинета и Лаборатории по анатомии и физиологии растений (ныне Институт физиологии растений им. К. А. Тимирязева РАН). Слушателями его лекций были В. И. Вернадский, А. Н. Краснов, К. А. Тимирязев. Академическая лаборатория Фаминцына открыла широкие возможности для проведения экспериментальных исследований не только петербургским ботаникам, но и ученым из других городов (А. И. Набоких, В. А. Ротерт, М. С. Цвет и др.). В 1900 г. на Первом метеорологическом съезде при Академии наук Фаминцын выступил с проектом открытия Агрономического института. Главную цель института он усматривал в повышении культуры сельского хозяйства России на основе ботанических и физиологических знаний (Фаминцын, 1900). Его усилия в этом плане высоко оценил Н. И. Вавилов в приветственном адресе Академии наук к ее 200-летнему юбилею.

Изучая различные процессы жизнедеятельности растительного организма, ученики и коллеги Фаминцына были объединены общей методологией, в основе которой лежал принцип взаимосвязи структур и функций, их зависимости от факторов среды. Этот подход к растению, разработанный Фаминцыным (1861, 1866) и примененный им в собственных исследованиях, нашел развитие в деятельности последующих поколений ученых, способствуя познанию продукционного процесса растений. Труды Фаминцына по изучению строения и функциональных систем растительного организма связаны между собой логически и подчинены общей задаче — поиску единства в многообразии живого. Это была ключевая мысль, своего рода доминанта как в его экспериментальных исследованиях, так и в работах теоретического плана. Это относится к первой опубликованной работе Фаминцына (1860) — «Организмы на границе животного и растительного царства», и, конечно же, к классическому труду «Обмен веществ и превращение энергии в растениях», вышедшем в 1883 г. и переизданном более чем через сто лет (Фаминцын, 1989). Если в первой из названных работ в результате сравнительного исследования химического состава клеточных оболочек у грибов, водорослей и инфузорий Фаминцын пришел к выводу, что животные и растительные организмы связаны между собой непрерывной цепью переходных форм, то в работе «Обмен веществ и превращение энергии в растениях» ученый пошел дальше в выявлении степени биохимического сходства между разными формами живого.

Эволюционная идея о единстве живого лежит в основе подготовленного им первого в России «Учебника физиологии растений» (Фаминцын, 1887). Многие страницы этой книги, имевшей успех и большое значение в деле ботанического образования, он посвятил обоснованию вывода о том, что раздражимость представляет собой общее свойство всех живых организмов. Вспомним, что этот принцип в тот период еще приходилось особо отстаивать и пропагандировать среди биологов.

Мысль об отсутствии резкой границы между животными и растениями Фаминцын проводит в 1890 г. в докладе «О психической жизни простейших представителей живых существ» на VIII съезде русских естествоиспытателей и врачей, а через 8 лет вышла в свет его известная книга «Современное естествознание и психология» (Фаминцын, 1898).

Суждения Фаминцына по вопросу поведенческих реакций у растений, трактуемые им в широком смысле как координация функций, их взаимосвязь, разнообразие форм реагирования растительного организма на влияние внешней среды, были новаторскими, несли в себе перспективу. Они подготовили почву для получения знаний о системах регуляции у растений.

Современники Фаминцына высоко оценили его стремление к взаимодействию наук, в частности естествознания, психологии и философии. В этом отношении показательны материалы к его юбилейным датам, хранящиеся в фондах Санкт-Петербургского филиала архива Российской академии наук (ПФА РАН). В адресе от Философского общества к 40-летию научной деятельности Фаминцына отмечалось: «Ваши научные интересы сосредоточивались на вопросах естествознания; но замечательно глубокое понимание его задач уже давно побуждало Вас к сближению естествознания с философией... Проникнутый этой мыслью, Вы охотно переходили от решения биологических задач к выяснению вопросов психологических, стремясь соединить эти два ряда проблем в единое научное целое» (ПФА РАН. Ф. 39. Оп. 1. Д. 58. Л. 2).

На протяжении всей своей научной деятельности Фаминцын обращался к проблемам эволюции и, естественно, много внимания уделил учению Ч. Дарвина (Фаминцын, 1874; Манойленко, 1981). В распространении и развитии дарвинизма ботаники России принимали самое деятельное участие. С 60-х гг. и в последующие десятилетия XIX в. вышли в свет эволюционно-ботанические публикации А. Ф. Баталина, А. Н. Бекетова, Н. И. Железнова, С. И. Рачинского, К. А. Тимирязева, А. С. Фаминцына и др. В XX в. это направление развивали О. В. Баранецкий, Н. И. Вавилов, Д. И. Ивановский, Б. М. Козо-Полянский, В. Л. Комаров, В. Н. Любименко, Н. Г. Холодный, А. Л. Тахтаджян и др. Фаминцын, заняв четкую позицию в высокой общей оценке трудов Дарвина в признании борьбы за существование и естественного отбора за факторы эволюции, в то же самое время выделил недостаточно разработанные места в дарвинизме — проблему прогрессивного развития. Стремлением дополнить и развить этот вопрос и было в значительной степени обусловлено его обращение к экспериментальной и теоретической разработке идеи об участии симбиоза в эволюции (Хахина, 1977). До последних дней жизни Фаминцын упорно и последовательно старался доказать возможность образования сложного организма из более простых, проводил исследования по разложению клетки на составные части, ее органоиды, искал способы выделения и культуры изолированных хлоропластов. При этом он опирался на результаты своей совместной с О. В. Баранецким работы, посвященной изучению сложной природы лишайников. Открытие симбиотической природы лишайников, выделение из них одноклеточных водорослей, способных размножаться как простым делением, так и зооспорами, было привлечено Фаминцыным (1907) к обоснованию роли симбиоза в эволюции организмов. Он опубликовал несколько статей, посвященных рассмотрению и утверждению концепции симбиогенеза. Сохранились (ПФА РАН. Ф. 39. Оп. 1. № 39. Л. 4) подготовительные материалы к последней статье, датированные 1918 г., где говорится о новом учении в биологии, о подтверждении его экспериментальными данными.

Фаминцын работал и в других областях ботаники, экспериментальной физиологии и везде достиг замечательных результатов. Но, пожалуй, наибольшее значение имело сделанное им открытие возможности фотосинтеза на искусственном свету, проложившее путь к светокультуре растений, выяснение сущности биохимических реакций, лежащих в основе процесса созревания плодов винограда, исследования в области солеустойчивости и др.

Фаминцын приложил определенные усилия к разработке методов фитофизиологического исследования: введение сравнительного метода, привлечение к эксперименту не только высших растений, но и водорослей. Последние, по словам И. П. Бородина (1900 : 165), были для Фаминцына излюбленным объектом исследования, «средством проникнуть глубже в тайну жизни, скрытую в растительной клетке».

А. С. Фаминцын (имевший, как говорили его современники, «крупное имя среди европейских ботаников») был также видным организатором науки, известным общественным деятелем (Мушников, 1919). Об этом можно судить по его участию в важнейших мероприятиях того времени, в частности связанных с пересмотром университетского устава Академии наук, с работой в Международном совете Международной ассоциации академий, с председательством в Вольном экономическом обществе, в Комиссии по изучению естественных производительных сил России (Фаминцын, 1915) и др. Широкое признание у современников и потомков получила деятельность А. С. по организации и изданию «Обзоров ботанической деятельности в России», выходивших в 1890—1893 гг. Известны инициативы ученого, его настойчивость в расширении академической свободы, в борьбе за автономию университетов, за улучшение быта студенческой молодежи, ее защиту от полицейского произвола (Строгонов, 1996). В записке, составленной в 1900 г. и направленной в Академию наук, он критиковал и отвергал карательные меры, применяемые тогдашним Министерством народного просвещения с целью устранения студенческих волнений, выступал против «огульного недоверия к молодежи и преподавателям» (ПФА РАН. Ф. 39. Оп. 1. № 63. Л. 22, 23, 27). Эта многоплановая деятельность Фаминцына пользовалась огромной популярностью не только у коллег — ботаников Петербурга и других городов России, — но и у студенчества, широкой общественности. Показательны здесь письма петербуржцев, поддерживающие заявление Фаминцына на заседании Академии наук в марте 1901 г., в котором он осуждал политику правительства в отношении студентов, ущемление их демократических прав: «Вчера прочла я Ваш последний доклад в Физико-математическом отделении Академии наук и пользуюсь случаем, чтобы выразить Вам самое глубокое и искреннее уважение за Вашу неизменно честную общественную деятельность». В другом письме по этому же вопросу говорится: «Прошу позволения присоединиться к числу тех многих лиц, которые сочли своей обязанностью выразить Вам свою признательность за новый гражданский подвиг. Да, теперь защита гуманности и науки нужна так же, как и 30 лет тому назад» (ПФА РАН. Ф. 39. Оп. 1. № 63. Л. 71).

Впечатляет четкость позиции Фаминцына в вопросах развития отечественной науки. Он выразил свое несогласие с мерами, которые стремилось применить Министерство народного просвещения в отношении подготовки выпускников университетов к профессорскому званию (путем организации за границей специального семинара, минуя своих преподавателей). В «Записке», составленной им от имени Академии наук в 1911 г., выражался протест: «Министерство этой мерой наносит кровную обиду не только нашей университетской корпорации и всем русским представителям науки, но и престижу России, заявляя своими действиями, что, несмотря на имеющиеся университеты, Россия для насаждения науки на своей территории вынуждена прибегнуть к устройству заграничных семинарий и содействий заграничным ученым» (ПФА РАН. Ф. 39. Оп. 1. № 63. Л. 49). Фаминцын отмечал, что тяжелое положение страны, характерное для того периода времени, отразилось на высшей школе: «Несмотря на ничтожное по отношению к нашему обширному отечеству число университетов, оказались не замещенными более ста кафедр» (ПФА РАН. Ф. 39. Оп. 1. № 63. Л. 46). Он говорил о нищенском содержании молодых ученых в первые годы после окончания ими университета, ратовал за достойное обеспечение их жизни и работы. «Это тем более желательно, — заключал Фаминцын, — что, по мнению Академии наук, привлечением заграничных профессоров к обучению министерских кандидатов на профессорские должности наносится смертельный удар самобытной русской науке. Каждая нация, признавая науку достоянием всего человечества, тем не менее вносит и в выбор научных задач, и в приемы их разработки свойственный характеру нации колорит, так же как она кладет свой отпечаток на остальные проявления своей жизни» (ПФА РАН. Ф. 39. Оп. 1. № 63. Л. 51).

Фаминцын всегда стремился к объединению людей науки, что нашло отражение в его деятельности на руководящих постах крупнейших научных обществ пореформенной России — Петербургского общества естествоиспытателей, Вольного экономического общества, Философского общества при Петербургском университете. Он неоднократно выступал с докладами, сообщениями, рефератами на разнообразные ботанические темы. Например, доложил результаты своих исследований над образованием и развитием почек у хвощей и цветковых растений, сделал ряд сообщений по микологии, эмбриологии и физиологии растений, важнейшие разделы которой не ускользали от его внимания.

Фаминцын был почетным членом и членом-корреспондентом ряда обществ естествоиспытателей при университетах Казани, Киева, Москвы, Томска, Харькова. В ПФА РАН хранятся дипломы о его избрании в ботанические общества Англии, Германии, Франции.

А. С. принял непосредственное участие в основании в 1915 г. Русского ботанического общества. Возникновение этого научного общества в значительной степени было стимулировано духом времени, социально-психологическим настроем общества — шла первая мировая война (1914—1918). Оно соответствовало давнему стремлению ботаников к единению. Достаточно вспомнить, что в Петербурге в конце XIX—начале XX в. действовал кружок «Маленькие ботаники», названный так в отличие от существовавшего тогда ботанического отделения Петербургского общества естествоиспытателей. Он был создан усилиями А. Н. Бекетова и А. Н. Краснова. Кружок собирался или на квартире Бекетова, или в Лаборатории по анатомии и физиологии растений, руководимой Фаминцыным. Сведения о создании кружка содержатся в приветственном письме к Бекетову в честь его семидесятилетия: «Наш кружок тесно связан с Вами. Ведь зародился-то он у Вас, в Вашей семье! Памятны еще некоторым из нас те славные вечера, когда молодежь собиралась у Вас, в кругу Вашей гостеприимной семьи за чайным столом, одобряемая Вами, пускалась в научные оживленные беседы и прения. Эти-то вечера и дали собственно толчок к сближению молодежи между собою, а под конец навели одного из Ваших учеников на благую мысль учредить этот кружок „Маленьких ботаников"» (Рукописный отдел Института русской литературы РАН. Ф. 462. № 129. Архив М. А. Бекетовой. Л. 1). Членами кружка были А. С. Фаминцын, И. П. Бородин, М. С. Воронин, Д. И. Ивановский, Б. Л. Исаченко, Г. И. Танфильев, В. А. Траншель, А. А. Рихтер, А. Г. Генкель, Р. Э. Регель, В. В. Половцев, Д. Н. Нелюбов и др. (Рязанская, 1958).

Объединение ботаников являлось мощным стимулом активизации их исследовательской деятельности. Показательна в этом случае и речь Х. Я. Гоби (1901 : 107) при открытии заседания секции ботаники на XI съезде русских естествоиспытателей и врачей в 1901 г.: «Мы оказываемся воедино сплоченными в одну обширную семью, всюду соединяемую одной общей для всех нас идеей, одним общим для нас идеалом — это жаждой к разъяснению, через обмен мыслями, различных интересующих нас научных вопросов». В. И. Вернадский (1915) подчеркивал значение объединения творческих усилий ученых в изучении природных богатств страны. Именно в это время при Академии наук под председательством Фаминцына (1915) и при участии И. П. Бородина, В. И. Вернадского, А. П. Карпинского, И. П. Павлова и других ученых была организована комиссия по изучению естественных производительных сил России. Научно-организационная деятельность Фаминцына в этой комиссии еще ждет своего специального изучения и освещения.

Инициативу создания ботанического общества, как известно, проявили киевские ученые Е. Ф. Вотчал, С. Г. Навашин, А. В. Фомин. Их обращение к Фаминцыну и Бородину с предложением созвать съезд ботаников с целью организации общества и журнала при нем было встречено с пониманием и одобрением. Эта идея сразу была поддержана как ботаниками, так и деятелями сельского хозяйства из разных мест России — из университетов, ботанических садов, обществ естествоиспытателей, сельскохозяйственных опытных станций. Так, например, А. А. Еленкин в письме Бородину от 20 мая 1915 г. писал: «Я, к моему сожалению, лишен возможности присутствовать во вторник в экстренном заседании Общества естествоиспытателей относительно предполагаемого съезда. Сочувствуя этому начинанию, я препровождаю Вам подписанный мною бланк, присланный мне Киевским обществом естествоиспытателей» (ПФА РАН. Ф. 125. Оп. 1. № 65. Л. 43). Б. Б. Гриневецкий из Новороссийского университета сообщал: «Посылаю Вам список ботаников, изъявивших свое согласие поступить в члены Русского ботанического общества» (ПФА РАН. Ф. 125. Оп. 1. № 65. Л. 50).

Последующая история создания общества уже освещалась в литературе (Сочава, 1947; Лавренко, Заленский, 1965; Лавренко, Юнатов, 1965; Тахтаджян, 1995; Камелин, 1996). Здесь же приводим важный документ — выписку из протокола общего собрания Академии наук от 9 января 1916 г. (как итог проделанной организационной работы). Академик Бородин сообщал: «Состоявшийся 20 и 21 декабря 1915 г. при Академии под моим председательством (при почетном председательстве А. С. Фаминцына) съезд представителей русских ботанических учреждений единогласно поручил мне принести глубокую благодарность Императорской Академии Наук за созыв этого съезда и просит Академию принять учреждаемое им Русское ботаническое общество под свое высокое покровительство, разрешить формулировать первый параграф прилагаемого устава таким образом: „В целях научного объединения русских ботаников учреждается в Петрограде, при Имп. Академии Наук, Русское ботаническое общество"». И далее давалось уточнение: «Само собою разумеется, что речь идет о в высшей степени важном для общества нравственном патронате со стороны Академии без всякого покушения на денежные ее средства» (ПФА РАН. Ф. 125. Оп. 1. № 65. Л. 45).

В сентябре того же 1916 г. РБО получило свидетельство-разрешение № 5613 от Петроградского градоначальника на выпуск в свет «Журнала Русского Ботанического Общества». В этом свидетельстве была определена и программа журнала, которая включала в себя отделы: «1. Оригинальные статьи по всем отделам ботаники. 2. Обзор по отдельным научным вопросам. 3 Рефераты новейших русских и важнейших иностранных работ. 4. Библиографический указатель по всем отраслям ботаники. 5. Хроника научной жизни. 6. Личные известия. 7. Приложения (протоколы заседаний). 8. Объявления» (ПФА РАН. Ф. 125. Оп. 1. № 65. Л. 1). Был объявлен и состав редакционного комитета: Н. А. Буш, В. Л. Комаров, С. П. Костычев, В. Н. Сукачев. Отв. редактор — И. П. Бородин.

Окончательное организационное оформление общество получило в Москве на Годичном и Чрезвычайном собрании его членов в декабре 1916 г. Тогда же почетным пожизненным президентом РБО был избран Фаминцын, а президентом — Бородин.

Этим актом ботаники отдали дань признания и уважения Андрею Сергеевичу Фаминцыну, идеи и дела которого созвучны современности. Они созвучны своим подходом к исследованию растительного организма и часто шире — к самому процессу познания. Ученики писали Фаминцыну: «Вы всегда старались будить мысль, освещая вопросы во всей глубине их философского значения, и даже вставая в трудную область критического анализа самих основ нашей познавательной способности», и далее: «Такие возвышенные люди, такие идеалисты нужны человечеству — нужны и своей чистой деятельностью, и как зажигатели подобных же чувств в других» (ПФА РАН. Ф. 39. Оп. 1. № 59. Л. 1).

Работа выполнена при поддержке РГНФ (проект № 97.0304443).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Андрей Сергеевич Фаминцын. Жизнь и научная деятельность. Л., 1981. 222 с.

Бородин И. П. Сорокалетие научной деятельности А. С. Фаминцына // Тр. Бот. сада Юрьев. ун-та. 1900. Т. 1. Вып. 3. С. 163—169.

Вернадский В. И. Об изучении естественных производительных сил России // Изв. Акад. Наук. Сер. 6. 1915. № 8. С. 679—700.

Гоби Х. Я. Речь // Дневник XI съезда русских естествоиспытателей и врачей. СПб., 1901. С. 107.

Камелин Р. В. 80 лет Русского ботанического общества // Бот. журн. 1996. Т. 81. № 2. С. 1—8.

Лавренко Е. М., Заленский О. В. Ботаники — организаторы Русского ботанического общества (к 50-летию ВБО) // Бот. журн. 1965. Т. 50. № 12. С. 1751—1768.

Лавренко Е. М., Юнатов А. А. Пятьдесят лет Всесоюзного ботанического общества // Бот. журн. 1965. Т. 50. № 9. С. 1205—1245.

Манойленко К. В. Роль А. С. Фаминцына в формировании эволюционного направления в физиологии растений //Андрей Сергеевич Фаминцын. Жизнь и научная деятельность. Л., 1981. С. 131—149.

Мушников В. Памяти А. С. Фаминцына // Педагогическая мысль. 1919. №7-9. С. 183—185.

Рязанская К. В. О жизни и трудах ботаника-физиолога Д. Н. Нелюбова // История биологических наук. 1958. Вып. 5. С. 85—106.

Сенченкова Е. М. Андрей Сергеевич Фаминцын (К 40-летию со дня смерти) / Бот. журн. 1960. Т. 45. № 2. с. 309—317.

Сочава В. Б. Краткий обзор деятельности Всероссийского ботанического общества за 30 лет (1916—1946) // Бот. журн. 1947. Т. 32. № 2. С. 45—59.

Строгонов Б. П. Андрей Сергеевич Фаминцын. М., 1996. 175 с.

Тахтаджян А. Л. 80 лет Русского ботанического общества // Бот. журн. 1995. Т. 80. № 12. С. 1—3.

Фаминцын А. С. Организмы на границе животного и растительного царства // Сборник, издаваемый студентами Петербургского университета. СПб., 1860. Вып. 2. С. 19—62.

Фаминцын А. С. Опыт химико-физиологического исследования над созреванием винограда. СПб., 1861. 27 с.

Фаминцын А. С. Действие света на водоросли и некоторые другие близкие к ним организмы. СПб., 1866. 56 с.

Фаминцын А. С. Дарвин и его значение в биологии. СПб., 1874. 22 с.

Фаминцын А. С. Учебник физиологии растений. СПб., 1887. 304 с.

Фаминцын А. С. Современное естествознание и психология. СПб., 1898. 216 с.

Фаминцын А. С. Проект учреждения Центрального агрономического института // Протоколы Первого Метеорологического съезда при Имп. Академии Наук, 24—31 января 1900 г. СПб., 1900. С. 111—118.

Фаминцын А. С. О роли симбиоза в эволюции организмов // Зап. Акад. Наук. Сер. 8. Физ.-матем. отд. 1907. Т. 20. № 3. С. 1—14.

Фаминцын А. С. Записка. Постоянная комиссия по изучению естественных производительных сил России, состоящая при Императорской Академии Наук. Пг., 1915. 14 с.

Фаминцын А. С. Обмен веществ и превращение энергии в растениях (1883) / Под ред. А. Л. Курсанова. Изд. подгот. А. Ф. Клешнин. М., 1989. 637 с.

Хахина Л. Н. Проблема симбиогенеза. Л., 1979. 154 с.

Институт истории естествознания и техники
им. С. И. Вавилова РАН
Санкт-Петербург

Получено 11 VII 1996

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

УДК 019.941 : 002.01 : 502.75 (485)

Rödlistade Växter i Sverige. Uppsala: Förlag Art Databanken, 1995. 272 p. (**Красная книга растений Швеции**. Уппсала, 1995. 272 с.)

V. I. MELNIK. (*A REVIEW*). SWEDISH RED DATA BOOK OF PLANTS. 1995

Каждая европейская страна имеет свою национальную Красную книгу или детальный список охраняемых видов. Одной из новейших европейских Красных книг является «Красная книга Швеции». Ее выходу в свет предшествовала многолетняя работа шведских ботаников. Еще в 70-е годы в Швеции был разработан Проект Линнея, который финансировался Всемирным фондом дикой природы. В соответствии с этим проектом интенсивно изучалось современное состояние ареалов и местообитаний редких видов, устанавливались причины их сокращения, проводился демографический анализ популяций. Программа проекта, результаты его выполнения по годам, обобщение результатов, а также перспективы дальнейшего выполнения проекта с 1976 г. регулярно публиковались в журнале «Svensk Botanisk Tidskrift». В 1991 г. был основан Банк данных Шведского союза охраняемых видов при Шведском сельскохозяйственном университете в г. Уппсала, флористическая комиссия которого занимается сбором сведений об охраняемых видах шведской флоры. Шведский союз охраняемых видов совместно со Шведским агентством охраны природы подготовили к печати рецензируемую Красную книгу. Опубликованные в ней списки видов являются официальными «красными» списками редких видов страны, действительными от 26 апреля 1995 г. до следующей ревизии. В написании книги принимали участие 45 шведских ботаников — известных специалистов по различным таксономическим группам. Редактирование книги осуществили M. Aronson, T. Hallinbak, J.-E. Mattson.

В кратком предисловии рассказывается об организации сбора сведений для Банка данных, освещается работа Шведского союза охраняемых видов, в частности, работа его флористической комиссии. Во введении кратко излагается история создания данной книги, освещены принципы отбора видов для нее, описаны категории редких и исчезающих видов согласно новой усовершенствованной классификации Комиссии выживания МСОП (IUCN Red List Categories, 1994), приведено краткое описание административных и флористических провинций Швеции. Описания дополнены картосхемами (с. 15). Введение заканчивается обращением к ботаникам (профессионалам и любителям) присылать новые сведения о редких и исчезающих видах флоры Швеции для пополнения информации Банка данных Шведского союза охраняемых видов.

На 9 страницах книги (с. 16—24) приведен толковый словарь биологических терминов. Поскольку книгой будут пользоваться не только специалисты-ботаники, но и работники природоохранных органов, учителя, краеведы, любители природы, наличие такого словаря на страницах шведской Красной книги весьма уместно.

Основной объем рецензируемой Красной книги (с. 25—249) приходится на описание охраняемых видов. Всего рассмотрено 1495 видов растений — высшие растения, бриофиты, водоросли, лишайники, грибы. Каждой таксономической группе посвящен отдельный раздел, построенный по схеме: краткое введение к разделу, детальные списки «краснокнижных» видов и краткое описание каждого из них.

Поскольку автор рецензии является специалистом по редким и исчезающим видам высших сосудистых растений, он вынужден ограничиться только более детальным освещением раздела о «краснокнижных» видах высших сосудистых растений шведской флоры. В кратком (с. 25—27), но очень насыщенном интересной информацией предисловии к настоящему разделу, написанному Морой Аронсон, указывается, что по сравнению со списком «краснокнижных» видов флоры Швеции 1990 г. приведенный в настоящем издании список увеличился на 36 видов (с 419 видов в 1990 г. до 445 в 1995 г.). Эти виды распределяются по следующим категориям: 32 — исчезнувшие (extinct), 93 — под угрозой исчезновения (endangered), 118 — уязвимые (vulnerable), 103 — редкие (rare), 99 — требуют заботы (care demanding). Для каждой категории приведены списки видов (с. 28—40). По существу это не списки, а детальные таблицы, в которых приведены подробные сведения о распространении видов в каждой шведской провинции, причем для каждой провинции с помощью условных знаков показаны виды, встречающиеся в природе, исчезнувшие и выращиваемые в культуре. В графе «Экотон (naturtype)» приведена информация о типах местообитаний: выделяются виды лесные, сельскохозяйственных угодий, пресноводные, болотные, альпийские, наскальные, морские, прибрежноводные. Оригинальной для данного раздела является рубрика о миграционной истории растений: выделяются виды аборигенные, случайно занесенные человеком до и после 1600 г., специально натурализованные человеком до и после 1600 г. Интересно отметить, что среди редких видов, натурализованных во флоре Швеции, есть хорошо известные в Восточной Европе виды *Leonurus cardiaca* (натурализован до 1600 г.) и *Geranium phaeum* (натурализован после 1600 г.).

Среди охраняемых видов флоры Швеции имеются виды, охраняемые и в странах Восточной Европы (Россия, Украина, Белоруссия). Это *Chamaedaphne calyculata*, *Cephalanthera damasonium*, *C. longifolia*, *C. rubra*, *Cypripedium calceolus*, *Liparis loeselii*, *Lunaria rediviva*, *Stipa pennata*, *Taxus baccata*, *Trapa natans*, *Viola alba* и др. Для наших ботаников приведенные в шведской Красной книге сведения об этих видах представляют особый научный интерес. В «Красную книгу Швеции» вошли и другие виды Восточной Европы, которые в Швеции находятся на северном пределе ареала — *Ajuga genevensis*, *Gagea villosa*, *Lathyrus tuberosus*, *Viscum album*. Эти виды известны в Швеции из единичных местонахождений, а в России, на Украине и в Белоруссии довольно обычны и не представляют ценности как природоохраняемые объекты. А вот виды рода *Botrychium* на Украине и в России не менее редки, чем во флоре Швеции и Европы в целом (они внесены в Международный список охраняемых видов флоры Европы 1991 г.). Нашим специалистам следует учесть шведский и общеевропейский опыт в организации охраны этих видов.

Список литературы состоит из 58 источников, преимущественно шведских.

Завершает книгу краткое (1 страница) резюме на английском языке.

Для вышедших в 90-е годы Красных книг европейских стран характерны специализация и детализация материала. Шведская Красная книга отличается от них своей лаконичностью и охватом всего растительного мира страны, и в этом ее уникальная научная ценность.

© В. И. Мельник

Центральный ботанический сад
им. Н. Н. Гришко НАН Украины
Киев

Получено 21 I 1997

УДК 019.941 : 002.01 : 581.5

Community ecology and conservation biology / Ed. by F. Klotzli, E. van der Maarel Special feature. Journal of vegetation science. 1996. Vol. 7. N 1. P. 6—124.

(Экология сообществ и биология охраны природы / Под ред. Ф. Клотцли и Э. ван дер Маарела. Специальный выпуск)

L. G. NAUMOVA, B. M. MIRKIN. (*A REVIEW*). COMMUNITY ECOLOGY AND CONSERVATION BIOLOGY. JVS. (SPECIAL FEATURE). 1996

В тематический выпуск включены статьи, написанные на основе докладов, прочитанных на международном симпозиуме, который был организован кафедрой геоботаники университета в Берне (Швейцария) 14—18 августа 1994 г. Из введения мы узнаем, что в симпозиуме принимало участие более 300 человек, среди них значительное число россиян.

Следует отметить, что из 15 статей, опубликованных в сборнике, непосредственно теме симпозиума посвящено сравнительно мало. В основном авторы статей обсуждают широкий круг вопросов теории науки о растительности и результаты конкретного изучения растительности различных районов.

В рецензии мы остановимся на статьях общетеоретического характера и ограничимся перечислением тем сообщений, которые посвящены конкретным результатам изучения растительности.

Раздел открывает статья итальянского фитосоциолога S. Pignatti, представляющего старшее поколение исследователей растительности, которое под руководством Ж. Браун-Бланке заложило фундамент современной синтаксономии растительности Европы. В статье «Заметки о сложности растительности» мэтр фитосоциологии возражает исследователям, которые призывают к полному математическому описанию фитоценозов. Фитоценоз, по мнению Пиньятти, это сложная стохастическая самоорганизующаяся система, многочисленные подсистемы которой связаны нелинейными взаимодействиями. Фитоценоз может быть описан только как энергетический блок экосистемы, через который протекает поток солнечной энергии, позволяющий продуцировать органическое вещество и увеличивать биоразнообразие. Прогнозы динамики растительности возможны лишь на очень кратковременные периоды, при которых изменения растительности можно аппроксимировать линейными функциями.

Взгляды Pignatti импонируют рецензентам: разнообразие форм организации фитоценозов и их сложность при современном прагматическом подходе (с девизом «бритвы Окама»: «не сотвори сложность без надобности») в значительной мере ограничивают возможности математического моделирования.

Швейцарские ученые F. Gillet и J.-D. Gallandat в статье «Интегративная синузиальная фитосоциология: несколько замечаний о новом многошкальном приближении к анализу растительности» развивают другой важный аспект современной науки о растительности — составление шкал как подход к анализу форм многоуровневой организации. При исследовании нарушенной выпасом субальпийской растительности Французской Юры, где чередуются различные луговые сообщества, фрагменты леса и кустарников, авторы использовали систему из четырех уровней пространственной организации растительности и различали синузии (одноярусные сообщества), фитоценозы (сочетания синузий), теселы (комплексы фитоценозов) и катены (теселы, организованные пространственными градиентами, т. е. экологические ряды).

Синузиальный подход удобен для изучения столь пестрой по структуре растительности: оперируя типами синузий как «кирпичиками», можно более экономично выстроить схему структуры растительности. Однако авторы переоценили собственные результаты, так как никакой новизны в таком подходе к изучению растительности нет. «Метод синузий» был развит эстонским ботаником Т. Липпмаа еще в начале нашего столетия (Трасс, 1976). Новым является лишь компьютеризированный подход к установлению синузиальных единиц. Кроме того, нет необходимости заменять привычный для фитоценологов термин «комплекс растительности» (его точные эквиваленты есть во всех европейских языках) на экзотические теселы de-Bolos (1993)[1] и термин «экоклин», которым традиционно обозначают топографические континуумы растительности, на заимствованную из почвоведения катену.

Статья E. van der Maarel «Мозаики и процессы в растительных сообществах: 50 лет после А. С. Уотта» продолжает серию работ, уже опубликованных этим исследователем и его коллегами по итогам изучения мелкомасштабной пространственной и временной динамики альварных лугов Швеции. Эти процессы, названные ранее «каруселями», носят стохастический характер и представляют постоянный кругооборот видов в каждой «ценомолекуле» луга. В этой статье по степени представленности в пространстве и частоте появления в «карусели» все виды разделены на группы локальных, пульсирующих, циркулирующих и константных. В целом в большинстве случаев между представленностью видов в пространственных мозаиках и «каруселях» имеется прямая зависимость.

Статья A. Gigon и A. Leutert (Швейцария) «Динамическая модель сосуществования „замочной скважины" и „ключа" для объяснения разнообразия растений меловых и других злаковников» содержит описание еще одной достаточно экстравагантной модели объяснения феномена видового богатства. «Замочная скважина» — это микроместообитание, создаваемое, как правило, биотическим путем (в результате деятельности мелких землероев, средообразующего влияния растений и т. д.), «ключ» — это вид. Если будет много «замочных скважин» и много «ключей» (т. е. будет богатым видовой пул), то соответственно высоким будет и биоразнообразие сообщества.

Эта модель может вызвать много возражений, так как между «ключами» существуют сложные взаимодействия. Достаточно вспомнить «центробежную модель» P. Keddy (1990), когда ценотически сильный вид способен вытеснить из «замочных скважин» множество более слабых видов. В какой-то степени представлениям Gigon и Leutert противоречит и небольшое сообщение грузинского эколога З. Киквидзе (Z. Kikvidze) о роли отношений соседства в поддержании стабильности субальпийских луговых сообществ Кавказа.

В высшей степени интересна статья O. Antonic и A. Z. Lovric (Хорватия) «Количественный анализ комплексов растительности и разнообразия сообществ главных прибрежных гор Динарии», в которой продемонстрирован опыт количественной классификации комплексов растительности методами кластерного анализа. Исходным материалом служили 24 трансекты шириной 1 км, которые были заложены от вершин трех горных хребтов системы Динарских гор до моря. Сообщества, отмеченные на трансектах, идентичны союзам в системе Браун-Бланке (свыше 100 союзов широкого спектра классов — от альпийской растительности до сообществ клифов приморской полосы).

Для широкого круга специалистов-ботаников интересен обзор P. Binggeli (Великобритания) «Таксономический, биогеографический и экологический обзор инвазивных древесных растений». Количество видов деревьев-путешественников (658 видов из 310 родов и 110 семейств) впечатляет; наиболее агрессивным является семейство розоцветных. Как поставщик инвазивных видов лидирует Европа, за которой следуют острова Тихого океана, Северная Америка, Новая Зеландия, Австралия, острова Индийского океана, Южная Африка. Инвазивные виды имеют много разнообразных приспособлений для переноса семян, разных опылителей, относятся к разным жизненным формам. В различных случаях срабатывают разные признаки, позволяющие видам успешно внедряться в местные сообщества (причем не только в нарушенные). По этой причине прогноз дальнейшего распространения инвазивных видов деревьев затруднителен.

---

[1] Цитированные авторами статей источники в библиографию к рецензии не включены.

Наиболее соответствует теме симпозиума статья H. J. B. Birks (Великобритания) «Вклад четвертичной палеоэкологии в охрану природы». В ней подчеркивается, что современная палеоэкология исследует преимущественно изменения в растительности за последние 100—200 лет, что позволяет оценивать устойчивость разных экосистем и строить более обоснованные прогнозы дальнейшей антропогенной эволюции растительности.

Ряд статей содержит интересные сведения по различным конкретным вопросам, которые в той или иной мере могут быть интерпретированы в контексте охраны природы. Приводятся данные о стратегиях видов приледниковых форландов Центральных Альп (J. Stocklin, E. Baumler, Швейцария), о влиянии облесения сосной серпентинитовых почв на общее видовое богатство сообществ (A. Chiarucci, Италия), об особенностях растительности по разным сторонам Гибралтарского пролива (F. Ojeda, T. Maranon, J. Arroyo, Испания), о растительности о-вов Фарасан в Красном море (M. A. El-Demerdash, Египет), о влиянии выпаса овец на сообщества соленых маршей Северной Германии (K. Kiehl et al., Германия), о возможностях восстановления популяции *Gentiana pneumonanthe* на олиготрофных влажных лугах (Z. Krenova, J. Leps, Чехия), о генетической вариации в малых изолированных популяциях папоротников (J. J. Schneller, R. Holderegger, Швейцария).

Безусловно, как и опубликованные ранее тематические выпуски, этот номер журнала сыграет свою положительную роль в координации усилий исследователей растительности.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Трасс X. X. Геоботаника: история и современные тенденции развития. Л., 1976. 257 с.

Keddy P. A. Competitive hierarchies and centrifugal organization in plant communities // Perspectives in plant competition. San-Diego, 1990. P. 265—289.

© *Л. Г. Наумова, Б. М. Миркин*

Башкирский государственный педагогический институт
Башкирский государственный университет
Уфа

Получено 17 IX 1996

ХРОНИКА

УДК 061.3 (47) : 581.9

СОВЕЩАНИЕ «ФЛОРА СОСУДИСТЫХ РАСТЕНИЙ РОССИИ: МАТЕРИАЛЫ К СОЗДАНИЮ МНОГОТОМНОЙ СВОДКИ»

D. V. GELTMAN, Yu. R. ROSKOV. CONFERENCE «FLORA OF VASLUCAR PLANTS OF RUSSIA: MATERIALS FOR PREPARATION OF MULTIVOLUMED ACCOUNT»

Мнение о необходимости создания современной сводки, отражающей многообразие сосудистых растений России, неоднократно высказывалось на различных научных встречах и в печати. Обсуждению наиболее общих проблем подготовки такого проекта было посвящено специальное рабочее совещание, состоявшееся 21—23 ноября 1996 г. в Санкт-Петербурге и проходившее в рамках Всероссийской конференции «Флора России и проблемы ее изучения», организованной Русским ботаническим обществом и Ботаническом институтом им. В. Л. Комарова (БИН) РАН.

Пленарное заседание конференции (объединившее участников всех рабочих совещаний) открыл академик **А. Л. Тахтаджян**. Он приветствовал собравшихся и кратко напомнил историю рождения идеи подготовки «Флоры России». Российским ботаникам предстоит создать «Флору» XXI в., но перед этим необходимо пройти путь серьезного и долгого обсуждения ее концепции.

С основным докладом «Флора России: концепция издания» выступил **Р. В. Камелин** (БИН). Он обосновал необходимость создания «Флоры России» как максимально критического издания, обобщающего всю известную на сегодняшний день информацию. При его подготовке необходимо будет учесть не только данные центральных гербариев, но и многих местных коллекций, часто выпадающих из поля зрения монографов, а также коллекции (особенно типовые материалы), находящиеся за рубежом. Требуется также создать сеть региональных консультантов, которые давали бы свои замечания по всем подготовленным рукописям. Необходимым условием работы над «Флорой» современного уровня является создание базы данных как неотъемлемой части всего проекта. Докладчик представил проект макета «Флоры» и схему районирования, которая может быть принята для указания распространения видов. Подробно основные положения доклада изложены в статье, которая опубликована в «Ботаническом журнале» (1977. Т. 82. № 4. С. 000—000).

Доклад Камелина положил начало оживленной дискуссии, в ходе которой была подчеркнута актуальность проекта и серьезная проработка его концепции. Большинство выступающих говорили о необходимости специального финансирования проекта. Наиболее активно обсуждались вопросы базового таксона и концепция вида, частные проблемы районирования, а также целесообразность включения во «Флору» культурных видов.

В. Н. Тихомиров (Московский государственный университет — МГУ) говорил о необходимости проведения четкой границы между тем, что мы хотим сделать, и тем, что можем в рамках существующей финансовой ситуации. Специально следует обсудить такие вопросы, как объем сводки, включение адвентивных видов и культурных растений, видовой статус гибридов и апомиктичных таксонов, стандартизация информации (в частности, стандартизация морфологических описаний). Для подготовки материалов по этим и другим вопросам потребуется создание рабочих групп. По мнению автора, спор о базовом таксоне несколько схоластичен: базовым таксоном, безусловно, является вид, а при поли- и монотипической его концепции надо руководствоваться здравым смыслом и отражать то, что диктует природа. Культурные растения во «Флору» следует включать в наиболее полном объеме, кроме растений, известных только из ботанических садов, с приусадебных участков и т. п.

А. К. Скворцов (Главный ботанический сад РАН — ГБС) отметил, что «Флора России» безусловно должна создаваться на современной компьютерной основе, однако компьютерная стандартизация не должна привести к потере части информации. Необходимо дать авторам определенную свободу в изложении материала. Во «Флоре» нужно дать наиболее полную номенклатурную информацию и провести последовательную типификацию таксонов. Следует детальнее разработать вопросы употребления внутривидовых таксонов. Культурные растения, конечно, следует включить во «Флору», хотя необходимо быть осторожными в отношении их запутанной номенклатуры. В тексте обработок, как показывает опыт, не стоит экономить место за счет сокращений, так как это затрудняет восприятие материала.

В ходе дискуссии было зачитано письмо **Л. И. Малышева** (Центральный Сибирский ботанический сад СО РАН — ЦСБС), который лично не смог принять участие в совещании. В нем были высказаны следующие положения: «Флора России» не должна автоматически повторять «Флору СССР»; даты цветения и плодоношения не будут достаточно информативны, если они указаны для всей территории, их нужно приводить со ссылкой на регионы; следует определиться с концепцией вида (автор письма предлагает придерживаться политипической концепции); стоит приветствовать включение во «Флору» данных о хромосомных числах и хозяйственном использовании видов; в подборе иллюстраций не следует отдавать предпочтение только деревьям, кустарникам и эндемикам, нужно постараться включить как можно больше изображений различных видов; необходима также корректировка предложенной схемы районирования (особенно в отношении территории Сибири).

По мнению **А. П. Хохрякова** (МГУ), таксоны следует расположить по системе Энглера, вплоть до использования номеров, принятых Далла Торре и Хармсом. Для успеха «Флоры» важны хорошо подготовленные и понятные ключи для определения таксонов. Необходимо помнить, что «Флорой» будут пользоваться не только специалисты-ботаники.

Т. В. Егорова (БИН), отметила, что в докладе предложен вариант «Флоры» нового типа. Хорошо, что планируется провести последовательную типификацию названий таксонов, привести все синонимы, описанные с территории России, включить морфологические описания видов. Необходимо более подробно обсудить вопрос о базовом таксоне (докладчик высказался за употребление категорий вида и подвида), хотя жесткая постановка вопроса о следовании только одной из концепций (моно- или политипической) может ограничивать авторов обработок и не давать им возможности наиболее точно отразить существующие отношения между таксонами.

К. Ф. Хмелев (Воронежский университет) подчеркнул, что проект хорошо продуман и удачен. Необходимо придать ему статус федеральной программы. В этом случае местные власти будут более охотно оказывать ему финансовую поддержку в регионах.

М. Г. Пименов (МГУ) отметил, что во многих современных «Флорах» удачно используется смешанная концепция вида, допускающая использование как поли-, так и монотипического подхода. Во «Флоре» не стоит смешивать дикорастущие и культурные виды. Возможно, о культурных видах стоит сказать только во вводном томе.

Б. А. Юрцев (БИН), поддержав основные положения проекта, отметил, что в обработках необходимо строго придерживаться принятых стандартов изложения материала в сочетании с развернутыми и свободными примечаниями.

С докладом «Предлагаемая организационная структура проекта „Флора России" и возможные источники его финансирования» выступил **Д. В. Гельтман** (БИН). Необходимость отдельного обсуждения вопросов финансирования и организационной структуры связана как с изменившимися экономическими условиями, так и с самим характером планируемой сводки, ее максимальной критичностью, необходимостью учета материалов региональных гербариев и создания сети консультантов. Эти вопросы являются для нас новыми, хотя уже неоднократно успешно решались нашими зарубежными коллегами, поэтому их опыт стоит учесть.

Докладчик отметил 6 основных источников финансирования проекта.

1. Ресурсы учреждений. Они хотя сейчас и очень ограничены, но все-таки будут, по крайней мере на первых этапах, основным источником финансирования. Кроме того, следует отметить, что в наших учреждениях пока еще работает немало высококвалифицированных специалистов, в становление которых уже, образно говоря, вложены немалые средства. Однако, по-видимому, отношения учреждений, в которых работают исполнители, с проектом в целом необходимо будет поставить на договорную основу. Учреждение, ставшее официальным участником проекта, и в котором работает автор обработки или региональный консультант, должно (по крайней мере) платить ему зарплату в пределах оговоренного срока и уж, конечно, не сокращать его ни под какими предлогами. Временны́е рамки договора «учреждение—проект—исполнитель» должны быть четко определены.

2. Российский фонд фундаментальных исследований (РФФИ). Очевидно, необходимо будет выступить с серией заявок. Ясно, что РФФИ не сможет финансировать все обработки, а поддержит лишь наиболее крупные и важные. По-видимому, фонд сможет финансировать издание отдельных томов «Флоры». Участникам проекта следует даже договориться о стратегии подачи заявок и сформировать определенное общественное мнение, ведь эксперты РФФИ при всей конфиденциальности экспертизы не свободны от того, что происходит вокруг.

3. Другие фонды. Особое внимание должно быть обращено на возникающие региональные фонды, а также некоторые зарубежные. Следует обратить внимание и на установление контактов проекта с программой «Биологическое разнообразие».

4. Специальная государственная программа. Финансирование проекта через такую программу было бы наилучшим вариантом и надо приложить все силы, чтобы она была организована. Однако ясно, что даже в случае успеха она не покроет все потребности. Кроме того, далеко не все официально одобренные государственные программы на практике получают достойное финансирование.

5. Частные пожертвования. Этот источник финансирования в нашей практике абсолютно новый, но в сложившейся ситуации не лишний. В принципе, возможно создание специального фонда, который бы аккумулировал пожертвования физических и юридических лиц. К сожалению, из-за неразвитости гражданского общества у нас почти нет традиций частной поддержки науки. Однако, если мы не проявим инициативу, то такие традиции могут появиться очень нескоро.

6. Доходы от реализации книг, компьютерных версий «Флоры», использования символики и т. п. Этот источник не может быть основным, но им не стоит пренебрегать.

Следует обратить особое внимание на организационную структуру проекта. Отечественные крупные региональные сводки, как правило, в качестве руководящего органа имели редколлегию, так как объем организационной работы был сравнительно невелик и сводился к отношениям с авторами. Ясно, что в ходе реализации проекта «Флора России» объем такой работы значительно увеличится. Поэтому предлагается создать несколько рабочих органов, различных по характеру решаемых задач. Редакция должна заниматься распределением работы между авторами, редактированием полученных обработок, связью с региональными консультантами, координацией работ над отдельными семействами, а исполнительный секретариат — решением организационных вопросов и, в первую очередь, проблем, связанных с финансированием; общую стратегию издания должен определять Совет проекта. Кроме того, возможно создание специальных рабочих групп, например по базе данных, редакционно-издательской и т. д. Предлагаемая структура достаточно универсальна и с небольшими изменениями может быть легко трансформирована в рабочие органы как государственной программы, так и благотворительного фонда.

В многочисленных выступлениях участники совещания поддержали идею финансирования проекта из различных источников и, со своей стороны, предложили ряд конкретных вариантов.

В. Н. Тихомиров подчеркнул, что прежде всего надо составить краткое и очень конкретное обоснование проекта для создания специальной государственной программы. Проект должен подаваться не только как ботанический, но и как государственный. Нужно отдавать себе отчет в том, что этот серьезный проект не может быть реализован без специальной федеральной программы. Он также должен войти в число приоритетных направлений, разрабатываемых Российской академией наук. К общественным и частным инвесторам следует обратиться только тогда, когда проект станет реальностью. В РФФИ должны быть поданы не мелкие индивидуальные проекты, а хорошо подготовленные заявки, согласованные с Советом проекта. «Флора России» также хорошо вписывается в государственную программу «Биологическое разнообразие».

Предстоит грандиозная организационная работа и ее никто не может взять на себя, кроме БИН. Поэтому в БИН необходимо создать специальный технический аппарат.

Директор БИН РАН, **Л. Ю. Буданцев** отметил, что руководство БИН хорошо понимает всю значимость проекта «Флора России» и считает, что именно институт несет основную ответственность за его организацию. Для БИН это центральный проект, включенный в план института.

К. Ф. Хмелев предложил продумать возможность обращения за поддержкой проекта в Совет Федерации РФ и к влиятельным региональным политикам.

Д. В. Гельтман в докладе «База данных как необходимый компонент проекта „Флора России"» обосновал необходимость создания базы данных (БД) в рамках обсуждаемого проекта. Во-первых, даже имеющаяся в традиционных «Флорах» информация, если ее представить в форме БД, приводит к новому знанию или позволяет быстро получить нестандартную информацию. Помимо этого, в процессе подготовки «Флор» их составителями привлекается много данных, которые в дальнейшем теряются и не находят отражения в конечном продукте, в то время как БД позволяет их накапливать и систематизировать. Наконец, БД может быстро обновляться, в нее легко вносятся исправления и БД способна придать проекту наибольшую социальную значимость. Было отмечено, что БД по флоре России может стать примером для подобных проектов, если при ее проектировании будут заложены передовые технические и программные решения.

На заключительном заседании конференции была принята резолюция, а также обращение к Президенту России Б. Н. Ельцину (опубликовано в «Ботаническом вестнике», 1996. № 3—4. С. 1), в котором содержится призыв поддержать проект «Флора России» и организовать специальную государственную научно-техническую программу.

© Д. В. Гельтман, Ю. Р. Росков

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 12 II 1997

УДК 002.704.31(063) : 502.753(43+57)

Бот. журн., 1997 г., т. 82, № 6

О РЕЗУЛЬТАТАХ НАУЧНО-ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКИХ РАБОТ, ПРОВЕДЕННЫХ В 1996 ГОДУ ПО НАПРАВЛЕНИЮ «ПРОБЛЕМЫ ИЗУЧЕНИЯ, ОХРАНЫ И РАЦИОНАЛЬНОГО ИСПОЛЬЗОВАНИЯ РАСТИТЕЛЬНОГО МИРА»

E. A. TROITSKAYA. «PROBLEMS OF THE STUDY, PROTECTION AND RATIONAL USE OF THE PLANT WORLD» (RESULTS OF THE RESEARCH WORKS MADE IN 1996)

В Отделении общей биологии РАН в 1993 г. принята программа «Проблемы общей биологии и экологии; рациональное использование биологических ресурсов». Направление программы «Проблемы изучения, охраны и рационального использования растительного мира» разработано Научным советом по проблемам ботаники. В Научный совет ежегодно поступают сведения о выполнении исследований по этому направлению. Сводный отчет о результатах научно-исследовательских работ Совет направляет в Отделение общей биологии. Научный совет счел необходимым представить вниманию читателей «Ботанического журнала» информацию о проведенных в 1996 г. работах по изучению растительного мира. Информация подготовлена на основе материалов, присланных институтами и лабораториями Российской академии наук, ботаническими кафедрами университетов, педагогических институтов и других организаций. Объем публикации не позволил представить сведения о всех работах и поэтому отобраны результаты лишь наиболее завершенных работ.

Важнейшим достижением 1996 года Научный совет считает завершение 20-летней работы Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН (БИН), в результате которой создана уникальная сводка «Растительные ресурсы». В 1984—1990 гг. изданы Т. 1—7 «Растительные ресурсы СССР. Цветковые растения, их химический состав, использование». В 1994—1996 гг. изданы т. 8, 9 «Растительные ресурсы России и сопредельных государств».

В 9-томном справочнике представлены сведения о 7500 видах растений, об их химическом составе, полезных свойствах. По объему информации справочник не имеет аналогов в мировой литературе.

Далее сведения представлены по разделам программы (в скобках курсивом указаны институты-исполнители).

I. Изучение разнообразия видов растений и грибов, их структурная и функциональная характеристика

I.1. Систематико-флористическое, хорологическое изучение растений и грибов

I. 1.1. *Водоросли.*

Продолжено изучение морфологии, систематики, географии, эволюции водорослей России и сопредельных территорий.

Изучен видовой состав (167 видов) и экологическая роль синезеленых водорослей Белого моря. На Соловецких островах идентифицировано 90 видов. Впервые для альгофлоры России описан 1 вид, для альгофлоры Белого моря — 19 видов синезеленых водорослей.

Завершена инвентаризация альгофлоры арктических морей России от Карского до Чукотского моря. Дана оценка разнообразия морских водорослей России по таксономическим группам и по отдельным морям, а также оценка степени его изученности.

Обобщены сведения по разнообразию и географии динофлагеллат Северного Ледовитого океана. Получены доказательства существования единой Аркто-бореальной биогеографической области, выявлены биологические индикаторы атлантических вод в Баренцевом море.

В результате инвентаризации альгофлоры Чукотского п-ова составлен аннотированный список (150 видов) мезотиевых и десмидиевых водорослей водоемов Чукотки и подготовлен список (26 видов) зеленых почвенных микроводорослей долины р. Кукунь (*БИН*).

Выполнен значительный объем исследований структуры и динамики водорослевых сообществ в Большеземельской тундре. Впервые изучены синезеленые водоросли почв и водоемов южного острова архипелага Новая Земля, выявлено 35 видов.

В 30 водоемах, подверженных загрязнению отходами каменноугольной промышленности, определено 242 вида диатомовых водорослей. Установлена трансформация состава водорослей: при загрязнении водоемов накапливаются алкалифильные, галофильные космополитные элементы альгофлоры (*Институт биологии Коми НЦ УрО РАН*).

Продолжалось исследование водорослей водоемов Сибири. Дана характеристика видового состава водорослей р. Оби, выявлено 1058 видов, отмечено преобладание диатомовых, зеленых и синезеленых водорослей.

Обобщены данные по составу и структуре бентосных альгогруппировок в р. Катунь; 75—91 % всех водорослей — диатомовые.

В степных реках Новосибирской обл. обнаружен 791 вид водорослей. В фитопланктоне оз. Малый Сартлан выявлено 89 видов преимущественно зеленых и синезеленых водорослей (*Центральный Сибирский ботанический сад СО РАН* (*ЦСБС*)).

Разработана таксономия нижнемеловых диатомовых, выделено 5 новых порядков и 7 новых семейств. На основании изучения нижнемеловых диатомовых разработана новая гипотеза происхождения диатомовых водорослей (*БИН*).

I.1.2. *Мохообразные.*

Проведено изучение бриофлоры различных районов России.

Составлен и опубликован аннотированный список печеночников российской Арктики (250 видов). Подготовлен общий список листостебельных мхов (383 вида) о-ва Врангеля и природно-этнического парка «Берингия» (*БИН*).

Завершено определение мохообразных беломорской территории Кандалакшского заповедника. В аннотированный список включено 440 видов печеночников и 107 видов листостебельных мхов. Выявлены виды, новые для Евразии и Европы. Сведения о мохообразных заповедных территориях внесены в Базу данных (*Полярно-альпийский ботанический сад-институт Кольского НЦ РАН* (*ПАБСИ*)).

Подведены итоги многолетних исследований флоры Печоро-Илычского заповедника, список мохообразных составил 296 видов. 157 видов впервые приведены для заповедника, 3 вида явились новыми для Республики Коми (*Институт биологии Коми НЦ УрО РАН*).

Проведено изучение бриофлоры заповедника «Костомукшский», выявлено 86 видов листостебельных мхов (*Институт биологии КНЦ РАН*).

Составлен конспект бриофлоры Салаирского кряжа, в него включено 194 вида листостебельных мхов (*ЦСБС*).

Составлен список листостебельных мхов п-ова Ямал (тундра, лесотундра), Полярного Урала. Выявлены редкие виды, подлежащие охране на территории Ямало-Ненецкого округа (*Институт экологии растений и животных УрО РАН* (*ИЭРИЖ*)).

Изучены зеленые мхи Соликамского р-на Пермской обл. Определены 52 вида, 39 из них описаны впервые (*Пермский университет*).

В «Конспект бриофлоры» Курской обл. внесено 220 видов мхов (*Воронежский университет*).

I.1.3. *Сосудистые растения.*

Вышел в свет 9-й том «Флоры Восточной Европы», являющейся продолжением издававшейся ранее «Флоры европейской части СССР». Том содержит характеристики 860 видов из 45 семейств. Среди этих семейств наибольшие по объему и наиболее важные в хозяйственном отношении — семейства маревых и гречиховых.

Кроме дикорастущих и заносных растений в том включены важнейшие культивируемые виды. Ведется работа по подготовке 10-го и 11-го томов «Флоры».

Завершено занесение в базу данных информации по флоре Северо-Востока европейской части России.

В рамках международной программы «Сохранение арктической флоры и фауны» (САФФ) издан «Атлас редких и эндемичных сосудистых растений Циркумполярной Арктики», который составит ядро «Красной книги панарктической флоры».

В Канаде изданы на английском языке 2 первых тома «Флоры Российской Арктики» (перевод 4 первых выпусков «Арктической флоры СССР»).

Продолжено создание базы данных локальных и парциальных флор основных секторов Азиатской Арктики (введены данные по локальным (более 40) и парциальным (более 30) флорам), проведен сравнительный анализ экотопологической структуры флоры двух подзон восточного сектора Западносибирской Арктики.

Проведена паспортизация 62 локальных флор, включенных в сеть пунктов мониторинга биоразнообразия Азиатской Арктики (*БИН*).

На основе кластерного анализа родово-видовых таксономических спектров выявлены закономерности пространственного разнообразия флоры высших сосудистых растений Сибири. Впервые в мировой практике флористических исследований разработаны приемы моделирования флористического районирования на основе объективных критериев. Это позволит сконструировать схему флористического районирования Сибири, важную для решения задач рационального использования и охраны биологических ресурсов.

На основе углубленного анализа исходных флористических данных и применения нетрадиционных методов исследования, включая оригинальные (системный анализ фенотипической и пространственной структуры и др.), выполнена ревизия систематики и выявлены направления в эволюции представителей 6 семейств сосудистых растений.

Подготовлен «Определитель растений Новосибирской области», в него включены 1244 вида, для каждого вида указаны географическое распространение, биологические особенности, возможности хозяйственного использования. Сведения о всех полезных растениях включены в компьютерную базу данных (*ЦСБС*).

Вышел из печати т. 8 фундаментальной сводки «Сосудистые растения советского Дальнего Востока». В томе представлены сведения о 983 видах сосудистых растений, произрастающих на восточной окраине РФ. Этим томом завершается публикация фактического материала по флоре российского Дальнего Востока. Следующие 2 тома будут содержать дополнения и справочные материалы (*Биолого-почвенный институт ДВО РАН* (*БПИ*)).

Опубликован «Конспект дендрофлоры российского Дальнего Востока» — результат многолетних исследований таксономического состава и географического распределения сосудистых растений с древеснеющими стеблями на Дальнем Востоке России.

Проведены географический и систематический анализы птеридофлоры юга российского Дальнего Востока. Впервые обобщены сведения по распределению, биологии, морфологии папоротников этого района. Особое внимание уделено редким видам и охране их генофонда (*Ботанический сад-институт ДВО РАН*).

Продолжено исследование флоры Вьетнама, описано 12 новых видов орхидных, 42 вида найдены во Вьетнаме впервые. Подготовлен 2-й том «Конспекта сосудистых растений Вьетнама».

Вышел в свет 30-й том «Новостей систематики высших растений», в нем содержатся описания новых таксонов, краткие критические обзоры различных систематических групп высших растений, сообщения о наиболее интересных флористических находках.

Издан «Международный кодекс ботанической номенклатуры», являющийся полным русским переводом свода современных правил ботанической номенклатуры, принятого XV Международным ботаническим конгрессом.

При изучении лишайников Антарктики закончено определение состава лихенофлоры оазиса Бангера (53 вида).

Продолжены исследования флоры особо охраняемых территорий Северо-Запада России. Подготовлен сводный список видов лишайников Ленинградской обл. для «Красной книги Восточной Фенноскандии». Проведена инвентаризация лихенофлоры заказника «Чистый мох» (Новгородская обл.) (*БИН*).

Составлен список лишайников (407 видов) Печоро-Илычского биосферного заповедника (*Институт биологии Коми НЦ УрО РАН*).

Завершено изучение разнообразия лишайников Западного и Восточного Саян. Аннотированный список включает 999 видов лишайников (*ЦСБС*).

Охарактеризована роль лишайников как структурного компонента растительного покрова Урала и Западной Сибири. Составлены списки и описания лишайников, нуждающихся в охране на территории Ямало-Ненецкого округа (*ИЭРИЖ*).

I.1.5. *Грибы.*

Подготовлены и сданы в издательство 4 выпуска «Определителя грибов России». Ведется работа по составлению 6 очередных томов (*БИН*).

Подготовлен каталог трутовых грибов Русской Арктики, систематизированы сведения о биоразнообразии трутовиков высоких широт Евразии (*ИЭРИЖ*).

Составлен аннотированный список трутовых грибов (120 видов) Печоро-Илычского биосферного заповедника (*Институт биологии Коми НЦ УрО РАН*).

В Воронежском биосферном заповеднике выявлено 160 видов грибов из двух классов, отмечено преобладание базидиомицетов (*Воронежский университет*).

Получены новые сведения о таксономическом разнообразии грибов и миксомицетов в зависимости от условий обитания.

Изучены хитридиомицеты и оомицеты в пресноводных местообитаниях различных типов на территории Северо-Запада России. Составлен аннотированный список (96 видов), проведено сравнение приуроченности отдельных видов к водоемам разной степени загрязненности.

Проведены исследования сообществ почвенных микромицетов в растительных ценозах тундр и полярных пустынь п-ова Таймыр и островов архипелага Северной Земли. Определено видовое разнообразие и пространственное распределение, изучена численность, биомасса и структура комплексов микромицетов. Отмечено обеднение видового состава грибов при загрязнении почв тяжелыми металлами.

Изучали состав и структуру комплексов микромицетов из почв, занятых цветковыми растениями-ингибиторами. Установлено, что растения из семейств норичниковых и губоцветных снижают фузариозную инфекцию почв.

Определен видовой состав микроскопических грибов, поселяющихся на мицелии шампиньона в искусственных условиях выращивания. Изучена смена комплексов микромицетов в зависимости от фаз развития шампиньона в культуре (*БИН*).

Продолжено пополнение коллекционного фонда и чистых культур макромицетов. Введено в коллекцию 53 новых штамма, среди них 6 видов, впервые выделенных для Северо-Западного района.

Продолжено дальнейшее формирование базы данных о поддерживаемом коллекционном фонде и свойствах хранящихся в нем штаммов. В информационную базу внесены морфолого-культуральные характеристики 100 штаммов фонда.

Определены углеводные компоненты питательной среды, способствующие ускорению роста съедобных базидиомицетов и синтезу полисахаридов, используемых в медицине в качестве иммуномодуляторных агентов.

Выявлен вид макромицета с высокой лигниноразрушающей способностью. Изучены особенности синтеза ферментов, участвующих в биодеградации лигнина.

Изучена и показана принципиальная возможность использования культур базидиальных грибов для организации ферментных технологий переработки коллагенсодержащих отходов.

Предложено создание безопасных для окружающей среды производств, основанных на биоконверсии отходов с помощью базидиальных грибов.

Исследовано использование отходов текстильной промышленности для получения искусственных субстратов для выращивания базидиомицетов. Разработана схема безотходной переработки целлюлозных отходов льняного производства ферментами базидиомицетов. Предлагается создание производств, основанных на биоконверсии отходов с помощью базидиальных грибов (*БИН*).

Выявлены лекарственные свойства 15 видов шляпочных грибов, которые могут служить сырьем в фармацевтической промышленности (*ЦСБС*).

При изучении образцов штукатурки с нанесенными на нее фресками XII—XIII вв. в храме Кирцвиси (Грузия) были выявлены микромицеты-биодеструкторы, разрушающие красочный слой фресок (*БИН*).

I.2. Морфологическое и анатомическое изучение растений

Вышел в свет очередной, 5-й том «Сравнительной анатомии семян», включающий анатомические характеристики семян 79 семейств подкласса розиды. В томе много данных, приведенных впервые. При подготовке сводки разработаны принципы классификации семян, являющейся необходимым инструментом при проведении сравнительного анализа их структуры в целях систематики и филогении.

Опубликована книга «Семя и семенное размножение», в ней обсуждены морфологические, экологические и адаптивно-эволюционные аспекты семенного воспроизведения растений (*БИН*).

Изучена морфология, анатомия и ультраструктура семян 70 представителей порядка подкарповых. Полученные материалы позволили уточнить и откорректировать систематику этого сложного в таксономическом отношении порядка. Выделено 2 новых рода и 1 новое семейство (*МГУ*).

Подведены итоги по изучению структуры флоэмных терминалей листа у 90 видов из 23 семейств. Сделан вывод о высокой таксоноспецифичности типа флоэмных терминалей и возможности использования данного признака как таксономически значимого.

При изучении структурно-функциональных изменений в тканях зародышевого корня зерновок пшеницы установлена временнáя и пространственная организация процессов роста, синтеза ДНК, деления и дифференции клеток.

При исследовании закономерностей роста и морфогенеза растений Крайнего Севера выделено 8 структурных типов кутикулы листа, выявлены признаки строения листа, которые формируются в процесс приспособления растений к пониженным температурам.

Проведено изучение анатомического строения листа 8 видов растений, произрастающих в районе сильного атмосферного загрязнения (комбинат «Североникель», г. Мончегорск). Показано, что в условиях загрязнения происходит утолщение листовой пластинки за счет увеличения объема палисадной и губчатой тканей (*БИН*).

В процессе морфологического анализа соцветия мутантных популяций овсяницы луговой охарактеризованы различные стороны мутационного процесса. Показано, что форма и размеры соцветия являются отражением длительности процесса (*Институт биологии КНЦ РАН*).

Завершено изучение биолого-морфологических особенностей купальницы европейской. Выявлены экотопы, соответствующие оптимальным условиям ее развития. Получены сведения по морфологии, онтогенезу, сезонному развитию подмосковных популяций купальницы (*МГУ*).

I.3. Эмбриологическое изучение растений

Подготовлен 2-й том «Семя» издания «Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции». Том посвящен С. Г. Навашину в связи со 100-летием открытия им двойного оплодотворения у цветковых растений. В томе рассмотрены вопросы истории открытия этого феномена, значение его для биологии и предложены гипотезы его объяснения.

Продолжалось пополнение коллекции палинологической иконотеки, в настоящее время коллекция насчитывает 28 710 изображений пыльцы цветковых растений.

Изучались закономерности морфогенеза эмбриональных структур различных цветковых растений. Разработаны принципы типизации и проведена ревизия существующих классификаций по развитию и строению нуцеллуса (*БИН*).

Изучена эмбриология однолетних видов люцерны, декоративных дикорастущих растений, редких и охраняемых орхидных Предуралья (Пермский университет).

I.4. Эколого-физиологическое изучение растений

Большая часть работ этого раздела была направлена на структурно-функциональную оценку ведущих физиологических процессов растений различных ботанико-географических областей, на изучение действия отдельных факторов среды на эти процессы.

На 8 видах растений умеренной зоны изучали регуляцию дыхания в онтогенезе. Показана стимуляция дыхания в присутствии экзогенных субстратов. Полученные результаты позволяют предполагать наличие избытка ферментов дыхательного метаболизма, что может играть важную роль в процессе адаптации.

Проведено определение 9 химических элементов в видах-доминантах Малоземельской тундры. Выявлены существенные различия в минеральном обмене кустарничков в зависимости от их систематического положения. Отмечены характерные особенности аккумуляции отдельных элементов на уровне вида и семейства.

Обобщены сведения по влиянию геохимических факторов среды на минеральный обмен растений 75 видов Южной Чукотки. Установлена видоспецифичность обмена. Показано, что в некоторых экологических группах преобладают виды с определенным типом обмена, некоторым семействам характерен определенный тип обмена.

Исследовали межвидовую и внутривидовую устойчивость к марганцу хлебных злаков. Дана сравнительная оценка устойчивости 24 сортов овса и 13 сортов ячменя и выявлена специфичность действия избытка марганца по сравнению с никелем и медью. Влияние повышенных доз марганца изучали на клеточном уровне у растений сортов овса, различающихся по металлоустойчивости. У неустойчивых сортов обнаружены большие структурные изменения. Признано перспективным использование реакций на клеточном уровне для сравнительной оценки металлоустойчивости разных сортов (*БИН*).

Выявлены закономерности аккумуляции тяжелых металлов модельными видами споровых и сосудистых растений. Установлены принципиальные различия в ингибировании тяжелыми металлами синтеза протеиногенных аминокислот у лишайников и сосудистых растений.

Показано, что аккумуляция тяжелых металлов, особенно никеля, содержащегося в больших количествах в нефти, приводит к ингибированию синтеза аминокислот и азотного метаболизма в целом (*Институт биологии Коми НЦ УрО РАН*).

Изучалось влияние промышленного загрязнения на жизнеспособность семян вороники и черники. Установлено снижение всхожести семян вороники при увеличении уровня загрязнения. Эти показатели могут быть использованы при мониторинге окружающей среды. У черники не обнаружено снижения способности к репродукции. Предложено использовать семена местных видов черники при восстановлении нарушенных сообществ (*БИН*).

II. Разработка научных основ комплексного изучения и рационального использования растительного мира

II.1. Инвентаризация основных типов растительных сообществ России

Разработана классификация сероольховых лесов Северо-Запада России. Выделены и охарактеризованы 8 ассоциаций сероольшатников. Построены эколого-фитоценотические ряды ассоциаций осиновых лесов Севера (*БИН*).

Построена экотопическая система ассоциаций сосняка лишайниково-зеленомошного. Проведен подробный фитоценотический анализ видового состава всех фаз сукцессий (*Санкт-Петербургский государственный университет* (*СПбГУ*)).

Продолжены работы по изучению растительности болот Европейского Севера. Составлен продромус растительности болот Архангельской, Мурманской областей, севера и востока республики Коми. Выявлены различия в характере и флористическом составе болот Севера и Северо-Запада России.

Исследована растительность болот Псковской обл. Установлено, что многие из этих болот играют заметную водоохранную роль и заслуживают, чтобы их взяли под охрану как эталоны низинных болот (*БИН*).

Разработана эколого-флористическая классификация растительности болот Карелии, включающая 39 ассоциаций. Ряд ассоциаций выделен и описан впервые (*Институт биологии КНЦ РАН*).

II.2. Картографирование растительного покрова

Вышла из печати «Карта восстановленной растительности Центральной и Восточной Европы», м. 1 : 2 500 000. Карта явилась результатом международного сотрудничества стран — бывших членов СЭВ. В ней отражены закономерности макроструктуры растительного покрова, связанные с дифференциацией природной среды на субпланетарном уровне. Основной текст легенды насчитывает 307 картируемых единиц. Карта имеет важное научное и практическое значение, она явится основой при решении вопросов охраны растительности и окружающей среды, при разработке проектов экологических исследований. Издание карты осуществлено за счет средств, выделенных ЮНЕСКО.

Вышел из печати пояснительный текст к «Карте растительности Казахстана и Средней Азии». Книга содержит легенду карты, насчитывающую 266 номеров. Легенда представлена на русском и английском языках (*БИН*).

Завершена подготовка карты растительности Новосибирской обл. (м. 1 : 500 000). Карта передана в областной комитет по экологии для включения в электронный «Атлас Новосибирской области» (*ЦСБС*).

Завершена подготовка и графически выполнена геоботаническая карта заповедника «Лес на Воркслe», м. 1 : 5000 (*СПбГУ*).

II.3. Изучение структуры и динамики растительного покрова

Продолжено изучение состава и продуктивности сосновых лесов Северо-Запада России. Подведены итоги изучения действия атмосферного загрязнения на сосну обыкновенную. Выявлены изменения крон и ассимиляционного аппарата деревьев, определены стадии дигрессии северотаежных сосновых лесов, находящихся под действием атмосферного загрязнения.

Проведен мониторинг состояния лесов в юго-восточной Финляндии и в Ленинградской обл. (Карельский перешеек), изучены изменения в сосновых лесах, вызванные промышленным загрязнением.

Изучена динамика лесных сообществ Лапландского заповедника. Обнаружена значительная трансформация состава сообществ, находящихся вблизи от источников загрязнения.

Выявлены особенности динамики растительного покрова в Национальном парке «Куршская коса» (Калининградская обл.). Установлены стадии восстановления растительности в ходе естественных сукцессий и при искусственном закреплении песчаных дюн (*БИН*).

Установлены значительные флюктуации травяно-сфагновых мезотрофных сообществ в зависимости от климатических условий вегетационного периода. Наиболее тесная связь установлена с уровнем грунтовых вод. Выявлены сроки реакции растительности на изменения климатических условий, что позволяет моделировать и прогнозировать динамику сообществ (*Институт биологии КНЦ РАН*).

Обобщены материалы исследований закономерностей изменения флористического состава, структуры и продуктивности фитоценозов, структуры растительного покрова тундр п-ова Ямал под влиянием выпаса оленей. Дана оценка структуры и запасов кормов на пастбищах (*ИЭРИЖ*).

Для подзоны типичных тундр п-ова Ямал доказано, что структура растительного покрова зависит от микро- и мезорельефа, который формируется под воздействием криогенных процессов и зависит от характера подстилающих пород (*ЦСБС*).

Завершено изучение ботанико-географических закономерностей п-ова Мангышлак. Рассмотрено положение региона в пределах Сахаро-Гобийской пустынной области, зональная дифференциация его растительного покрова, типологическое разнообразие пустынных растительных сообществ. Результаты исследований представлены в монографии «Пустыни Мангышлака», вышедшей в свет в 1996 г.

На английском языке опубликована монография «Степи Монголии». В монографии дан ботанико-географический анализ степной растительности Монголии. Рассмотрены основные подзональные и высотно-поясные типы растительности (*БИН*).

II.4. Выявление, изучение и учет природных растительных ресурсов (лекарственных, пищевых, кормовых растений)

Вышел в свет 9-й том справочника «Растительные ресурсы России и сопредельных государств». В томе представлены сведения о химическом составе и полезных свойствах 174 видов дикорастущих растений. Опубликованием 9-го тома завершено издание уникального справочного руководства. Разработаны приемы анализа сведений о химическом составе и полезных свойствах, приведенных в 1—9 томах справочника.

Проведено изучение структурных особенностей, роста и развития ресурсных растений.

Исследовали влияние плазменного облучения семян на сырьевую продуктивность растений. Установлена перспективность метода при интродукции эфиромасличных растений, так как он приводит к ускорению роста растений, к увеличению биомассы и выхода эфирных масел с единицы площади.

При изучении структуры секреторных клеток эфиромасличных растений установлена зависимость локализации эфирных масел от ультраструктуры клеток (*БИН*).

Выявлены закономерности влияния климатических факторов на плодоношение ягодных растений болот в Карелии (по результатам многолетнего мониторинга продуктивности). Получен патент на способ прогнозирования сроков созревания клюквы по показателям вегетационного периода (*Институт биологии КНЦ РАН*).

Завершены работы по изучению эколого-биологических особенностей, онтогенеза и возрастной структуры популяций 4 лекарственных растений на Среднем Урале. Выявлена продуктивность этих видов, разработаны рекомендации по рациональному использованию и сохранению запасов лекарственного сырья (*ИЭРИЖ*).

Опубликована книга «По Южному Уралу», в ней представлены результаты экспедиций, проведенных в течение 40 лет. Особое внимание обращено на полезные растения (медоносные, лекарственные, кормовые) и их охрану в заповедниках, заказниках, памятниках природы (*Институт биологии Уфимского НЦ РАН*).

Проведено обследование ресурсов лекарственных растений 2 районов Воронежской обл. Составлена картосхема зарослей, определен эксплуатационный запас сырья.

Даны рекомендации о сокращении заготовок отдельных видов (*Воронежский университет*).

Продолжался сбор и анализ сведений о биологически активных соединениях растительного происхождения. Из 451 вида цветковых растений выделены экстракты с потенциальными противоопухолевыми свойствами. Проведен первичный анализ выделенных экстрактов: они направлены на специфическое тестирование (*БИН*).

III. Разработка теоретических основ и методов мониторинга и охраны растительного мира

Продолжены работы по разработке методов биоиндикации растительного покрова.

Выявлены виды микромицетов, устойчивых и чувствительных к различным концентрациям меди. Показана возможность использования целлюлазной активности грибов для определения степени промышленного загрязнения среды (*БИН*).

На основе анализа диатомовых водорослей установлены основные закономерности изменения водных экосистем тундры, находящихся под влиянием антропогенных факторов (*Институт биологии Коми НЦ УрО РАН*).

Обоснована роль лишайников как индикаторов нагрузок и состояния пастбищ (*ИЭРИЖ*).

Разрабатывались эколого-биологические обоснования проведения мероприятий, обеспечивающих сохранность растительного покрова. Подготовлены научные обоснования организации охраны уникальных и типичных болот Заонежья в ранге памятников природы. Материалы переданы в министерство экологии и природных ресурсов Карелии.

В Карелии спроектированы 4 новых ботанических памятника природы и 1 заказник по охране и рациональному использованию девясила (*Институт биологии КНЦ РАН*).

Систематизированы типы нарушений растительности в окрестностях 16 портпунктов трассы «Северный морской путь». Рекомендации по охране и восстановлению флоры и растительности направлены в министерство природы РФ (*БИН*).

Составлен кадастр биотопов и популяций 12 видов семейства орхидных Урала. Дано обоснование создания заказников по охране орхидных на Среднем Урале (*ИЭРИЖ*).

Для Салаирского кряжа разработана система особо охраняемых природных территорий, позволяющая комплексно решать проблемы охраны и восстановления как типичных, так и уникальных ландшафтов (*ЦСБС*).

Продолжены работы по выявлению нуждающихся в охране редких видов растений и растительных сообществ.

Подготовлены «Красная книга Республики Марий Эл. Растения» (*МГУ*), «Красная книга Республики Башкортостан» (*Институт биологии Уфимского НЦ РАН*), «Красная книга Среднего Урала» (*ИЭРИЖ*).

Как этап подготовки «Красной книги Республики Коми» составлены списки редких мохообразных (184 вида) и лишайников (86 видов) (*Институт биологии Коми НЦ УрО РАН*).

В Башкортостане выявлено около 100 новых местонахождений 60 редких видов сосудистых растений, среди них 14 реликтовых видов (*Институт биологии Уфимского НЦ РАН*).

В Новосибирский комитет экологии переданы 22 паспорта редких и нуждающихся в охране растительных сообществ области (*ЦСБС*).

© *Е. А. Троицкая*

Научный совет по проблемам ботаники РАН
Санкт-Петербург

Получено 5 II 1997

ИНФОРМАЦИЯ О XVI МЕЖДУНАРОДНОМ БОТАНИЧЕСКОМ КОНГРЕССЕ

INFORMATION ON XVI INTERNATIONAL BOTANICAL CONGRESS

В связи с тем что вся информация по организации и проведению XVI Международного ботанического конгресса (МБК) помещена на специальной постоянно обновляемой Web-странице XVI МБК сети INTERNET, которая все еще недоступна для многих российских ботаников, генеральный секретарь МБК Peter C. Hoch обратился в просьбой донести эту информацию до ботаников России.

Ботанический журнал публикует перевод (с незначительными сокращениями) первого информационного письма, помещенного на Web-странице XVI МБК (http://www. ibc99.org), и намеревается далее публиковать наиболее важную информацию, получаемую с Web-страницы конгресса.

XVI Международный ботанический конгресс
1—7 августа 1999 г.
Сент-Луис, Миссури, США
«Американский центр»

Международный ботанический конгресс (МБК) — основной форум ученых всего мира для обсуждения новых ботанических исследований. МБК организуется только один раз в шесть лет. Последний конгресс на Североамериканском континенте состоялся в Сиэтле (США) в 1969 г. МБК замечательны тем, что они объединяют ученых из многих стран и по различным научным дисциплинам из обширной области ботанических наук. Постоянное увеличение объема знаний о растениях — их истории, процессах роста и развития, использовании, взаимодействии с другими организмами и роли в экосистемах — становится все более важным для стабильности и устойчивости развития человечества и, конечно, для всей жизни на Земле.

XVI МБК состоится под покровительством **Международного союза биологических наук** (International Union of Biological Sciences — IUBS), и в первую очередь **Международной ассоциации ботанических и микологических обществ** (International Association of Botanical and Mycological Societies — IABMS), входящей в IUBS. XVI МБК в Сент-Луисе организуется всем североамериканским ботаническим сообществом, включая в себя ботанические, микологические и экологические общества, университеты, ботанические исследовательские институты и других спонсоров. Первый циркуляр будет разослан в 1997 г. в соответствии со списком рассылки всем ботаникам и ботаническим организациям или по запросу.

ОБЩАЯ ИНФОРМАЦИЯ

Основные события Конгресса. МБК и большинство сопутствующих ему мероприятий будут проводиться в «Американском центре» — центре съездов и конгрессов Сент-Луиса — в течение недели с 1 по 7 августа 1999 г. Конгресс откроется в воскресенье 1 августа торжественным заседанием, включающим в себя церемонию приветствия, пленарные доклады и торжественный прием для всех участников конгресса. **Научная программа**, запланированная на 2—7 августа, включает в себя пленарные доклады, основные секции по ключевым проблемам, общие секции и сессии со стендовыми докладами. Для коммерческих и других выставок и для научных стендовых докладов отведены многие помещения «Американского центра». Все научные секции будут заканчиваться в 18 ч 30 мин; вечернее время будет свободным для культурных и общественных мероприятий, банкетов и приемов, которые будут организованы в Сент-Луисе и его окрестностях. Закрытие Конгресса в субботу 7 августа будет включать в себя торжественную сессию и собрание Генеральной Ассамблеи IABMS. Сессия Номенклатурной комиссии запланирована на неделю, предшествующую Конгрессу (26—30 июля), и состоится в Миссурийском ботаническом саду в Сент-Луисе. Приемы, различные экскурсии и другие общественные мероприятия также будут проходить до, во время и после конгресса.

Язык. Официальным языком Конгресса является английский. Организации синхронного перевода не планируется. Все публикации Конгресса готовятся на английском языке.

Размещение участников Конгресса. Участникам Конгресса будет предоставлена возможность проживания в отелях и общежитиях университета в Сент-Луисе, предполагаемые цены составят от 40 до 126 долларов в день. Многие отели расположены недалеко от «Американского центра» или рядом со станциями метро; для проживающих в общежитиях будет специально организован транспорт до «Американского центра».

Питание. Завтрак или утренний кофе предусмотрен сервисом большинства мест размещения участников. Кафе и рестораны работают в течение дня как в «Американском центре», так и в ближайших окрестностях.

Транспорт. В Сент-Луисе, с населением около 2.4 млн человек (включая окрестности), расположен международный аэропорт; через город проходят несколько железнодорожных линий и скоростных автодорог. Линия метрополитена (Metrolink) связывает аэропорт с центральными районами города, включая район расположения «Американского центра»; все районы города связаны автобусными маршрутами.

Дополнительная информация о проезде в Сент-Луис, включая аккредитованные агентства путешествий и специальные цены на авиабилеты участникам Конгресса, будет предоставлена позже.

Климат. Погода в августе почти тропическая, с дневными температурами от 20 до 35 °C. «Американский центр» и отели имеют системы кондиционирования воздуха. Рекомендуется иметь с собой легкую удобную одежду и головные уборы для защиты от солнца. Желательно также иметь с собой легкую куртку (пиджак) или свитер для кондиционированных помещений.

Выставки. Участникам Конгресса будет предложено много коммерческих и научных выставок в просторных выставочных залах «Американского центра». Здесь же можно будет встретиться с представителями издательств и компаний по производству программного обеспечения и биологического оборудования.

Вопросы. Корреспонденцию по общим вопросам проведения Конгресса следует направлять генеральному секретарю Конгресса (см. далее).

НАУЧНАЯ ПРОГРАММА

Общая информация. В соответствии с традицией предыдущих МБК научная программа XVI МБК будет включать в себя выступления приглашенных докладчиков (на пленарных заседаниях, основных и общих секциях) и стендовые доклады остальных участников Конгресса. Все участники Конгресса (за исключением докладчиков на пленарной сессии) будут ограничены одним докладом и участием в организации одной секции. Резюме всех докладов должны быть заранее представлены и будут опубликованы на Web-страницах Конгресса до его начала. Научная программа включает следующие разделы.

I. Ботаническое разнообразие: систематика и эволюция (Botanical Diversity: Systematics and Evolution).

II. Экология, окружающая среда и охрана растительного мира (Ecology, Environment, and Conservation).

III. Структурная ботаника, развитие и клеточная биология (Structure, Development, and Cellular Biology).

IV. Генетика и геном (Genetics and Genomics).

V. Физиология и биохимия (Physiology and Biochemistry).

VI. Использование растений: экономическая ботаника и биотехнология (Human Uses of Plants: Economic Botany and Biotechnology).

Пленарные доклады. На ежедневных пленарных сессиях в специально отведенное время приглашенными учеными будут представлены доклады на темы, имеющие общеботанический интерес.

Основные секции. Нововведением XVI МБК будет организация ограниченного числа междисциплинарных основных секций. Каждая секция будет включать в себя пять 30-минутных докладов, охватывающих дисциплины, методические подходы и таксоны, вовлеченные в синтетические интегрированные дискуссионные проблемы по избранному кругу тем, имеющих интерес для широкого круга ботаников. Особое внимание будет уделено исследованиям, находящимся на переднем крае науки в каждой научной области. Предлагается следующий предварительный перечень основных секций.

1. Биоразнообразие: прошлое, настоящее и будущее (Biodiversity: Past, Present, Future).
2. Филогения жизни (Phylogeny of Life).
3. Биогеография и закономерности разнообразия (Biogeography and Patterns of Diversity).
4. Взаимодействия растений с микроорганизмами (Plant/Microbe Interactions).
5. Пол у растений: молекулярная биология, развитие, экология (Plant Sex: Molecular Biology, Development, Ecology).
6. Роль растений в регуляции биогеохимических циклов: прошлое, настоящее и будущее (Role of Plants in Controlling Biogeochemical Cycles: Past, Persent, Future).
7. Взаимодействия растений с животными (Plant/Animal Interactions).
8. Эволюция генома (Genome Evolution).
9. Как окружающая среда воспринимается растениями (How Plants Read the Environment).
10. Эволюция развития растений (Evolution of Plant Development).
11. Видообразование у растений (Plant Speciation).
12. Биология охраны растительного мира (Plant Conservation Biology).
13. Дезинтеграция естественных систем (Fragmentation of Natural Systems).
14. Пищевые ресурсы мира: прошлое, настоящее и будущее (Feeding the World: Past, Present, Future).
15. Клеточная и метаболическая инженерия (Cellular and Metabolic Engineering).
16. Адаптации: от молекул до коэволюции (Adaptations: Molecules to Coevolution).
17. Внутриклеточный и межклеточный обмен (Intra/Intercellular Communication).
18. Стресс и пластичность у растений (Plant Stress and Plasticity).
19. Механизмы развития растений (Mechanisms of Plant Development).

Общие секции. Бóльшую часть научной программы Конгресса будут составлять общие секции, охватывающие широкий круг вопросов научной программы. После объявления о принятии заявок на организацию общих секций Комитет по научной программе отберет и сгруппирует заявки для организации общих секций, отражающих интересы ботаников всего мира. Заявки принимаются до 15 сентября 1997 г. Правила и форма подачи заявки приведены ниже.

Заявки на проведение общих секций. Всем потенциальным участникам XVI МБК в Сент-Луисе в 1999 г. предлагается подать заявки на организацию общей секции по любой ботанической тематике, включая в себя микологию, экологию растений, садоводство, земледелие и другие области ботаники. Бóльшая часть программы Конгресса будет отведена для их проведения. Общие секции будут проходить одновременно и будут организованы во все дни конгресса. Каждая секция будет включать в себя семь 20-минутных докладов и 10-минутное заключительное обсуждение. В связи с тем что на Ботаническом конгрессе будет представлен самый широкий спектр дисциплин, на секциях следует уделить внимание междисциплинарным и комплексным (интегрирующим) подходам, а также передовым и перспективным направлениям и потенциальным возможностям будущего развития науки.

Для каждой секции должно быть два (или более) организатора; не следует в качестве организатора выдвигать более одного североамериканского ученого. При составлении списка докладов организаторам следует принимать во внимание широкое международное представительство и соотношение полов. Каждый участник Конгресса (за исключением пленарных докладчиков) будет ограничен одним устным докладом и организацией только одной секции. Комитет по научной программе оставляет за собой право отклонить любую заявку на проведение общей секции.

Для удобства следует пользоваться прилагаемой **Формой подачи заявок.** Заявки на проведение секций должны быть изложены максимально детально и включать следующие пункты.

1. Название общей секции.
2. Краткое описание основной идеи секции.
3. Имена и адреса (включая телефон, факс и адрес электронной почты) организаторов секции.
4. Список потенциальных докладчиков с указанием ученых степеней и званий и членства в научных обществах.

Заявки должны быть высланы генеральному секретарю; желательно использовать **Форму подачи заявок.** КРАЙНИЙ СРОК ПОДАЧИ ЗАЯВОК — 15 СЕНТЯБРЯ 1997 г.

Стендовые доклады. Все заявленные (не приглашенные) доклады будут представлены на Конгрессе в виде стендовых докладов, сгруппированных по тематике. Одна утренняя сессия в пределах программы будет полностью посвящена представлению своих докладов авторами. Стендовые доклады будут выставлены в течение всего Конгресса. Инструкции по оформлению стендовых докладов и резюме будут опубликованы на Web-странице Конгресса.

Номенклатурная секция. Заседания номенклатурной секции Конгресса будут проведены в Миссурийском ботаническом саду в Сент-Луисе перед XVI МБК 26—30 июля 1999 г. Номенклатурная секция будет представлена Номенклатурным бюро, как предписано **Международным кодексом ботанической номенклатуры (Токийский кодекс)** (1994, Koeltz Scientific Books). Дополнительная информация о работе этой секции Конгресса будет представлена на Web-странице Конгресса или в журнале «Taxon».

РЕГИСТРАЦИЯ

Членство. Участие в XVI МБК открыто для всех, кто интересуется биологией растений. Организаторы постараются привлечь к участию в Конгрессе и поддержать студентов и аспирантов как из США, так и из-за границы, а также ученых из развивающихся стран. Полный регистрационный взнос позволит принимать участие в работе всех общих секций и встреч и получить все публикации Конгресса. Для студентов и ассоциированных участников регистрационный взнос будет уменьшен. Дополнительная информация будет опубликована на Web-странице Конгресса.

Приглашения. Потенциальным участникам, которым по тем или иным причинам хотелось бы получить персональное приглашение для участия в Конгрессе, следует обращаться к генеральному секретарю Конгресса (адрес см. далее).

Организационная структура XVI Международного ботанического конгресса

Президент *Peter H. Raven*
Вице-президенты *John McNeil*, *José Sarukhân*
Генеральный секретарь *Peter C. Hoch*

Организационный комитет

Peter H. Raven
Meredith Blackwell
Rita R. Colwell
Peter R. Crane
Robert T. Fraley
Gregory R. Long
John McNeil
Dan H. Nicolson
Louis F. Pitelka
William Robertson IV
José Sarukhán

Комитет по научной программе

Charles J. Arntzen
Spencer C. H. Barrett
Roger N. Beachy
O. Brent Berlin
Brain M. Boom
Peter R. Crane, председатель
Rodolfo Dirzo
Michael Donoghue
Nina V. Fedoroff
Héctor M. Hernández
Peter C. Hoch
Deborah B. Jensen
Sharon R. Long
Pamela Matson
Elliot M. Meyerowitz
Brent D. Mishler
Harold A. Mooney
Gregory Mueller
Gar Rothwell
Barbara Schaal
Beryl Simpson
Chris Somerville

* * *

Форма предварительной регистрации XVI МБК (XVI IBC PRE-REGISTRATION FORM)

Name: ____

Postal address: ________________________________

Tel: ________________ Fax: ________________

E-mail address: ________________________________

Area of Primary Interest in Scientific Program (please check):

_____I. Botanical Deversity: Systematics and Evolution

_____II. Ecology, Environment, and Conservation

_____III. Structure, Development, and Cellular Biology

_____IV. Genetics and Genomics

_____V. Physiology and Biochemistry

_____VI. Human Uses of Plants: Economic Botany and Biotechnology

Do you plan to participate in the Nomenclatures Section (July 26 to 30)? Yes ____ No ____

Room type preference: Hotel ____ Dormitory ____ Will you need roommate referral? Yes ____ No ____

Do you intend to attend one or more field trips? Yes ____ No ____

Please indicate your preferences among the following possible destinations:

Alaska ____ Canada: Rocky Mountains ___ Canada: Maritime Provinces ____

Pacific Northwest ____ Central/southern Rocky Mountains ____ Great Lakes ____

Great Plains ____ Central Highlands (Illinois/Kentucky) ____ Great Smoky Mountains ____

Ozark Plateau (Missouri/Arkansas) ____ SE Coastal Plain ____ Florida Everglades ____ Texas/Big Bend ____ California ____ Sonoran/Chihuahuan Desert ____ Mexico ____ Caribbean region ____

Other suggested gestinations for field trips: ________________

Please return completed forms to:

Secretary General, XVI IBC
c/o Missouri Botanical Garden
P. O. Box 299
St. Louis, MO 63166-0299
U. S. A.

Tel: 1+314+577-5175
Fax: 1+314-577-9589
E-mail: ibc16@mobot.org
http://www.ibc99.org

* * *

Заявка на организацию секции XVI МБК (XVI IBC SYMPOSIUM PROPOSAL FORM)

Please consult the guidelines for General Symposia outlined in the CALL FOR SYMPOSIA.

1. Title of symposium: ________________________________
2. Brief description of symposium topic, scope, and relevance

____

3. For each organizer, please provide the following:
Name: ____
Postal address: ____________________________________
Tel: __________________ Fax: ____________________
E-mail: ____
4. Prospective speakers (up to seven) and institutional affiliation:

____

Please return completed forms to Secretary General (см. выше).

© Перевод *В. Ю. Разживина*

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 21 II 1997

ПРАВИЛА ДЛЯ АВТОРОВ

The Botanical Journal is the edition of the Russian Botanical Society. Its main tack is to give a correct interpretation of the most important theoretical and methodological trends in modern botany evolution. Articles of Russian and foreign authors are published in the Botanical Journal. They are published in Russian and in Englich. The instructions to authors are also presented.

«Ботанический журнал» является печатным органом Русского ботанического общества и ставит своей основной задачей освещение важнейших теоретических и методологических направлений развития современной ботаники.

Журнал включает в себя следующие разделы.

Обзорные статьи.
Оригинальные статьи.
Сообщения.
Систематические обзоры и новые таксоны.
Флористические находки.
Охрана растительного мира.
Методика ботанических исследований.
Числа хромосом.
История науки.
Юбилеи и даты.
Потери науки.
Критика и библиография.
Ботанические путешествия.
Хроника.
В Русском ботаническом обществе (информация о деятельности РБО).
Письма в редакцию.

В Ботаническом журнале печатаются статьи российских (как правило, членов РБО) и иностранных авторов, содержащие не опубликованные ранее новые фактические данные и теоретические выводы. Статьи публикуются на русском или английском языке. К статье должно быть приложено заявление, в котором необходимо указать:

а) фамилию, имя, отчество (полностью) автора (авторов);
б) членство в РБО (номер членского билета);
в) специальность, ученую степень и звание;
г) адрес и телефон;
д) если авторов несколько, указать, с кем из них вести переписку.

Примечание. Статьи аспирантов и стажеров должны иметь отзывы руководителей.

Редакция Ботанического журнала просит авторов при направлении статей в печать руководствоваться изложенными далее правилами.

1. В редакцию представлять 2 экземпляра статьи, напечатанной через 2 интервала на пишущей машинке с крупным (стандартным) шрифтом и черной лентой на одной стороне нескрепленных листов писчей бумаги формата А4. Оттиски шрифта на бумаге должны быть четкими. Поля сверху, снизу и слева — 3 см. Статья, отпечатанная на компьютере, должна отвечать тем же требованиям.

2. Объем статей не должен превышать (при условии длины строки — не более 65 печ. знаков и числа строк на листе — не более 30): для обзорных — 25 стр. машинописного текста; для оригинальных статей — 22; для сообщений — 15; для статей, помещаемых в разделы «Критика и библиография», «Юбилеи и даты», «Потери науки», «В Русском ботаническом обществе» и «Хроника», — не более 5—6 стр. В этот объем входят таблицы, литература и подписи под рисунками (текстовыми и вклейками). Объем рисунков не должен превышать 1/4 объема статьи.

3. Статьи с материалами о новых таксонах (видах и внутривидовых таксонах) рассматриваются только при присылке типа или изотипа этих таксонов. Со статьями о новых флористических находках должны быть присланы дубликаты образцов.

Примечание. Гербарные образцы следует высылать либо в редакцию Ботанического журнала, либо в Ботанический институт им. В. Л. Комарова на имя Д. В. Гельтмана с пометкой «Для Ботанического журнала».

4. Статьи с материалами о новых таксонах должны иметь латинский (для палеоботанических работ диагноз может быть представлен либо на латинском, либо на английском языке) и русский тексты описаний новых таксонов.

Примечание. В соответствии с рекомендацией Международного ботанического кодекса тип (для новых таксонов) указывается после диагноза или описания.

5. Статьи должны быть правильно оформлены.

А. Общий порядок расположения частей статьи

1. УДК.
2. Инициалы, фамилия автора.
3. Название статьи.
4. Инициалы, фамилия автора и название статьи на англ. яз.
5. Аннотация (не более 15 строк м. п.).
6. Собственно текст статьи. [Статьи экспериментального характера, как правило, должны иметь разделы: Введение (без заголовка), Материал и методика, Результаты и их обсуждение, Выводы].
7. Список литературы (с новой страницы).
8. Наименование учреждения, в котором была выполнена работа, и город, где оно находится.
9. Подпись автора (авторов).
10. Подписи к рисункам и таблицам-вклейкам (на отдельной странице).
11. Резюме на англ. яз.[1] (на отдельной странице).

Б. Оформление текста

1. Вся разметка в статье, а именно выделение курсива, разрядки и т. п. делаются от руки карандашом. Курсив в статье выделяют волнистой линией снизу, разрядку — штриховой линией снизу. Римские цифры I, II, III и другие подчеркивать сверху и снизу для отличия от арабской цифры 1 и букв П и Ш; обозначения сносок делать цифрами (не звездочками) и ставить их после знаков препинания (принята сквозная нумерация сносок в тексте статьи); в десятичных дробях ставить точки после целых чисел; точку же как знак умножения ставить на среднюю линию; если цифры даются столбцами, то при повторении не ставить кавычек, а повторить цифры.

---

[1] Если статья будет публиковаться на англ. яз., то п. 2, 3, 5—10 должны быть представлены на англ. яз., п. 4, 11 — на русском.

В сомнительных случаях обязательно следует отмечать строчные буквы двумя черточками сверху, а прописные — двумя черточками снизу (например, О̳ — прописная буква, о — строчная буква, 0 — нуль не подчеркивать; 3 — цифра три, З̳ — прописная буква).

Все особые знаки, а также буквы греческого и других алфавитов необходимо пояснять на полях.

2. Рисунки и текстовые таблицы следует нумеровать арабскими цифрами в порядке первого упоминания и писать сокращенно: рис. 1, рис. 2, табл. 1, табл. 2 в круглых скобках или в общем контексте, на полях статьи делать разметку расстановки рисунков и таблиц (рис. 1, табл. 2 и т. д.). Фотографии, помещаемые в тексте, обозначать как рисунки; помещаемые на вклейках — римскими цифрами (табл. I, табл. II и т. д.) и так же писать в тексте (в подписях — таблица I).

Если рисунок один или таблица одна, то в тексте писать: см. рисунок, см. таблицу (если таблица текстовая), см. таблицу-вклейку (если это вклейка).

3. Латинские названия растений и фамилии авторов таксонов должны быть напечатаны на машинке; авторов таксонов следует называть один раз при первом упоминании таксона в тексте статьи.

Латинские названия растений должны быть приведены по новейшим источникам (это не касается понимания границ таксонов).

4. В таксономических статьях при названии видов и их синонимов следует приводить только первоисточники и крайне необходимую для раскрытия темы статьи литературу.

5. Названия учреждений при первом упоминании их в тексте даются полностью и сразу же в скобках приводится общепринятое сокращение; при повторных упоминаниях дается сокращенное название учреждений. Пример: Ботанический институт им. В. Л. Комарова (БИН) РАН, повторно — БИН, в лабораториях БИН и т. д.

6. Фамилии иностранных авторов приводятся только в оригинальном написании. При первом упоминании в тексте приводятся инициалы автора, при повторном инициалы опускаются (повторно инициалы приводятся только при фамилиях авторов-однофамильцев).

7. Ссылки на литературу даются в такой форме: 1) в случае, когда фамилия автора дана в тексте: «указывал еще В. Л. Комаров (1909)»; 2) в случае, когда фамилия автора не дана в тексте: «как прежде указывалось (Комаров, 1909)»; 3) в случае указания страниц: «(Комаров, 1909 : 8—11)»; для иностранных работ: «указывал еще A. Engler (1909)» или «как прежде указывалось (Engler, 1909)».

Ссылки на работы располагаются в хронологическом порядке опубликования, например: (Schnaft, 1931: Carniel, 1961; Батыгина и др., 1963; Романов, 1966; Сравнительная..., 1990). Перенумерование работ в списке литературы и ссылки на них в тексте условными номерами не допускаются.

Названия цитируемых работ в тексте или в подстрочных сносках, как правило, не приводятся. При точном цитировании литературных источников (с кавычками) указание страниц источника обязательно.

В. Оформление «Списка литературы»

Список литературы печатается на машинке на отдельном листе и дается под заголовком «Список литературы». Каждая литературная ссылка начинается с абзаца.

Литература в списке располагается так: сначала приводятся в порядке русского алфавита работы, опубликованные на русском, украинском и других языках (кириллицей); затем в порядке латинского алфавита — напечатанные на английском, французском и других языках (латиницей). Работы отечественных авторов, опубликованные в иностранной печати, приводятся в списке иностранных работ; инициалы автора (или авторов) ставятся после фамилий; если приводится несколько работ одного автора, опубликованных в одном году, то в списке литературы и в тексте рядом с годом следует ставить буквы в алфавитном порядке: (1990а, б) — для отечественных работ и (1960а, b) — для иностранных.

Для журнальных статей последовательно приводятся фамилия автора, инициалы, заглавие статьи, название журнала (в принятом сокращении), год, том, выпуск (или номер) (арабскими цифрами), страницы (первая — последняя).

Например:

Котухов Ю. А. Новые виды рода *Elymus* (*Poaceae*) из Восточного Казахстана // Бот. журн. 1992. Т. 77. № 6. С. 89—93.

Hedge I. C., *Lamond J. M.* Studies in the flora Afghanistan. VII // Notes Roy. Bot. Gard. Edinb. 1968. Vol. 28. N 2. P. 89—161.

Для книг приводятся фамилия автора, инициалы, полное название книги, место издания (город), год издания, общее число страниц.

Например:

Шеников А. П. Введение в геоботанику. Л., 1964. 448 с.

Cronquist A. The evolution and classification of flovering plants. 2 ed. N. Y., 1988. 555 p.

Ссылки на отдельные статьи из Трудов, Тезисов и коллективных монографий даются так:

Пылаев И. Г., *Тяк Г. В.*, *Шутов В. В.* Некоторые особенности развития парциального куста черники и голубики // Дикорастущие ягодные растения СССР. Тез. докл. на Всесоюз. совещ. «Изучение, заготовка и охрана лесных дикорастущих ягодников». Петрозаводск, 1980. С. 139—141.

Диссертационные неопубликованные работы приводятся в списке следующим образом:

Аветисян Е. М. Палинология надпорядка Campanulaneae: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Ереван, 1988. 34 с.

Г. Оформление текстовых таблиц

Все текстовые таблицы должны иметь заголовки и, если их больше одной, порядковый номер, который ставится над заголовком таблицы. В соответствующих местах текста должны быть сделаны ссылки на каждую таблицу, причем слово «таблица» сокращается (табл. 2).

Все сокращения, использованные в таблице, должны быть пояснены в Примечании, расположенном под ней.

Д. Оформление иллюстраций

Формат представляемых в редакцию иллюстраций не должен превышать 28 × 38 см. На обратной стороне каждой иллюстрации следует указать простым мягким карандашом, без продавливания:

а) фамилию автора, б) название статьи, в) порядковый номер рисунка, г) верх и низ.

Штриховые рисунки должны быть сделаны черной тушью на кальке или на плотной белой бумаге; все обозначения наносятся только на второй экземпляр, который может быть ксерокопией.

Фотоснимки представляются в 2 экземплярах, они должны быть контрастными, отпечатанными на гладкой (не сатинированной) бумаге с накатом, черно-белые. Обозначения на лицевой стороне фотографии следует делать только на одном экземпляре.

Рисунок должен быть по возможности разгружен от надписей; все условные обозначения должны быть объяснены в подписи к нему или в тексте.

Выделы легенд ботанических и других карт, кривые графиков и т. п. нумеруются всегда справа или обозначаются буквами, а содержание этих обозначений раскрывается в подписи к рисунку или в тексте.

В подписи к рисунку указывается, что приведено на оси абсцисс и что на оси ординат.

Редакция высылает автору оттиск набранной статьи, которая должна быть проверена, подписана к печати и срочно возвращена в редакцию. Неполучение или несвоевременное получение авторской правки не приостанавливает печатание статьи. **Изменения и дополнения против оригинала не допускаются, должны быть исправлены только опечатки.**

Статьи, представленные с несоблюдением «Правил», будут возвращаться авторам.

Редакция высылает автору 5 экземпляров оттисков опубликованной статьи.

CONTENTS

(Botanical Journal. 1997. Vol. 82. N 6) Page

Gabarayeva N. I. The adaptive significance of the ultrastructural peculiarities in developing microspores of *Nymphaea colorata* (*Nymphaeaceae*) 1
Koteyeva N. K. Ultrastructural changes in shoot apical meristem cells of *Pinus sylvestris* (*Pinaceae*) in annual cycle 10
Shamrov I. I. Ovule and seed development in *Paeonia lactiflora* (*Paeoniaceae*) 24
Choijamtz B. On water relations of *Caragana*-grass community (East Hangay, Mongolia). 47
Yurtsev B. A. The biodiversity monitoring at the level of local floras 60

COMMUNICATIONS 71

Levichev I. G. On the taxonomical status of *Gagea rubicunda* (*Liliaceae*) 71
Sklonnaya L. U., Ruguzov I. A. Features of the development of the female reproductive sphere in *Taxus baccata* (*Taxaceae*) grown in the Crimea 77
Banayev E. V. Variation of numerical characters of leaves and female catkins in *Alnus hirsuta* (*Betulaceae*) 86
Grishin S. Yu., Krestov P. V., Yakubov V. V., del Moral R. On recovery of vegetation on Ksudach volcano (Kamchatka) after its catastrophic eruption 92
Kischenko I. T., Shulyakovskaya T. A. Carbohydrate dynamics in the species of *Picea* (*Pinaceae*) under the introduction conditions 103

FLORISTIC FINDINGS 109

Khoreva M. G., Berkutenko A. N. *Polystichum lonchitis* (*Dryopteridaceae*) in the Magadan region 109
Vekhoff N. V., Kuliev A. N. New species of flowering plants for the flora of islands and shores of western part of the Yugorsk Shar strait 113

CHROMOSOME NUMBERS 117

Pogosian A. I. Chromosome numbers in some species of Monocotyledons from the Transcaucasia 117

HISTORY OF SCIENCE 119

Manojlenko K. V. A. S. Famintsin, the first Honourary President of the Russian Botanical Society 119

CRITICS AND BIBLIOGRAPHY 126

Melnik V. I. (*A review*). Swedish Red Data Book of Plants. 1995 126
Naumova L. G., Mirkin B. M. (*A review*). Community ecology and conservation biology. JVS. (Special feature). 1996. 128

CHRONICLE 131

Geltman D. V., Roskov Yu. R. Conference «Flora of vascular plants of Russia: materials for preparation of multivolumed account» 131
Troitskaya E. A. «Problems of the study, protection and rational use of the plant world» (results of the research works made in 1996) 135
Information on XVI International Botanical Congress 145

Rules for the authors 152

СОДЕРЖАНИЕ

(Ботанический журнал. 1997. Т. 82. № 6) Стр.

Габараева Н. И. Адаптивное значение особенностей ультраструктуры развивающихся микроспор *Nymphaea colorata* (*Nymphaeaceae*) 1

Котеева Н. К. Изменение ультраструктуры клеток апикальной меристемы побега *Pinus sylvestris* (*Pinaceae*) в годичном цикле 10

Шамров И. И. Развитие семязачатка и семени у *Paeonia lactiflora* (*Paeoniaceae*) 24

Чойжамц Б. О водном режиме растений караганового мелкодерновиннозлаково-тырсового сообщества Восточного Хангая (Монголия) 47

Юрцев Б. А. Мониторинг биоразнообразия на уровне локальных флор 60

СООБЩЕНИЯ 71

Левичев И. Г. О видовом статусе *Gagea rubicunda* (*Liliaceae*) 71

Склонная Л. У., Ругузов И. А. Особенности развития женской репродуктивной сферы *Taxus baccata* (*Taxaceae*) в Крыму 77

Банаев Е. В. Изменчивость количественных признаков листьев и женских сережек *Alnus hirsuta* (*Betulaceae*) 86

Гришин С. Ю., Крестов П. В., Якубов В. В., дел Морал Р. О восстановлении растительности в районе катастрофического извержения вулкана Ксудач (Камчатка) . . 92

Кищенко И. Т., Шуляковская Т. А. Динамика углеводов у представителей рода *Picea* (*Pinaceae*) в условиях интродукции 103

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ 109

Хорева М. Г., Беркутенко А. Н. *Polystichum lonchitis* (*Dryopteridaceae*) в Магаданской области 109

Вехов Н. В., Кулиев А. Н. Новые виды цветковых растений для флоры островов и материкового побережья западной части пролива Югорский Шар 113

ЧИСЛА ХРОМОСОМ 117

Погосян А. И. Числа хромосом некоторых видов однодольных из Закавказья 117

ИСТОРИЯ НАУКИ 119

Манойленко К. В. А. С. Фаминцын — первый Почетный президент Русского ботанического общества 119

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ 126

Мельник В. И. (*Рецензия*). Красная книга растений Швеции. 1995 126

Наумова Л. Г., Миркин Б. М. (*Рецензия*). Экология сообществ и биология охраны природы. Под ред. Ф. Клотцли и Э. ван дер Маарела. Специальный выпуск. 1996 128

ХРОНИКА 131

Гельтман Д. В., Росков Ю. Р. Совещание «Флора сосудистых растений России: материалы к созданию многотомной сводки» 131

Троицкая Е. А. О результатах научно-исследовательских работ, проведенных в 1996 году по направлению «Проблемы изучения, охраны и рационального использования растительного мира» 135

Информация о XVI Международном ботаническом конгрессе. (Перевод В. Ю. Разживина) 145

Правила для авторов 152

С 1996 года

в целях ускорения публикации статей текст необходимо представлять на дискете 3.5 дюйма (в дополнение к машинописному оригиналу). Для компьютерной верстки журнала используются IBM PC совместимые компьютеры и программы, работающие в среде Windows. Для компьютерного набора статей предпочтительно применение текстовых процессоров Word 6.0

Уважаемые авторы!

Редакция напоминает, что к статьям для раздела «Флористические находки» должны быть приложены гербарные образцы

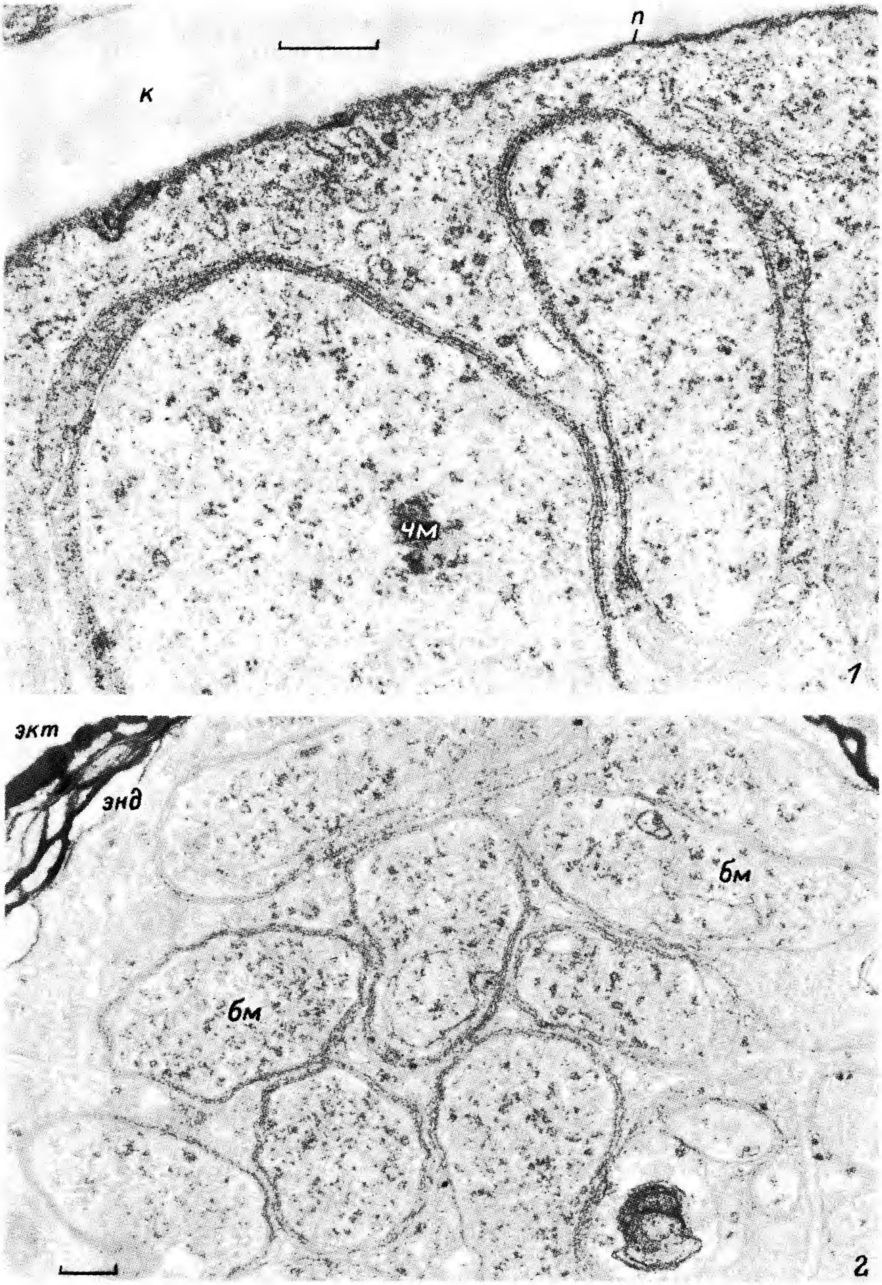


Таблица I. Общий вид митохондрий в развивающихся микроспорах *Nymphaea colorata* (фиксация по Карновскому).

1 — фрагмент ранней тетрадной микроспоры с глубокочашевидными митохондриями; многие кристы митохондрий расширены; *2* — молодая свободная микроспора с цитоплазмой, заполненной бокаловидными митохондриями. *бм* — бокаловидная митохондрия, *к* — каллоза, *п* — плазмалемма, *чм* — чашевидная митохондрия, *экт* — эктэкзина, *энд* — эндэкзина. Масштабная линейка: *1, 2* — 0.5 мкм.

К с. 3

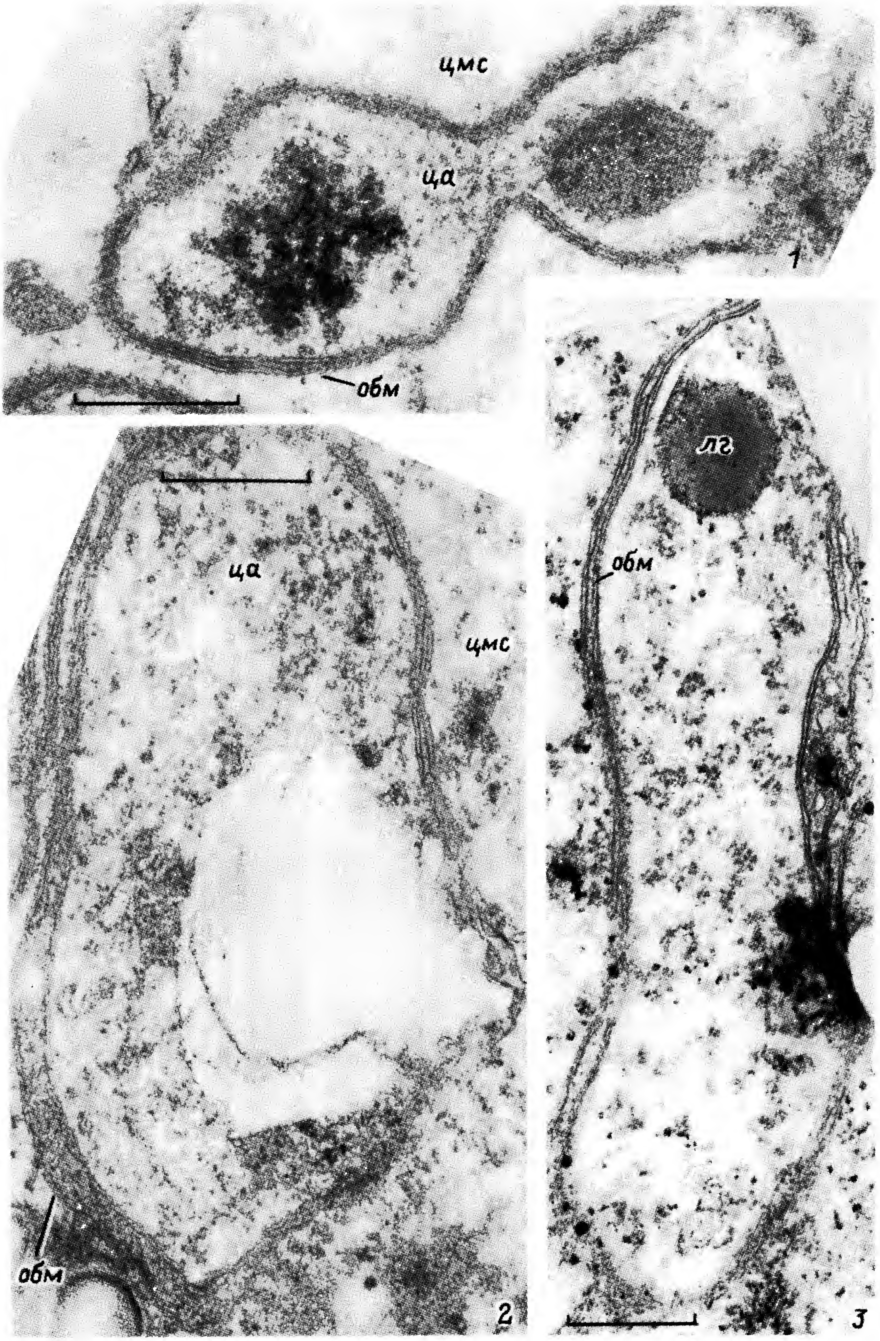


Таблица II. Специфический контроль к тесту Гомори на кислую фосфатазу (срезы не контрастированы).

1, 2 — результаты обработки микроспор на средней тетрадной стадии (*1*) и свободных микроспор (*2*) средой Гомори, лишенной субстрата (Na-β-глицерофосфата): в обоих случаях никаких продуктов реакции не наблюдается; *3* — результаты обработки микроспор на средней тетрадной стадии средой Гомори с добавлением ингибитора реакции (NaF): наблюдаются слабые фоновые неспецифичные отложения продуктов реакции. *лг* — липидная глобула, *обм* — оболочка бокаловидной митохондрии, *ца* — цитоплазматический анклав, *цмс* — цитоплазма микроспоры. Масштабная линейка: *1—3* — 0.5 мкм.

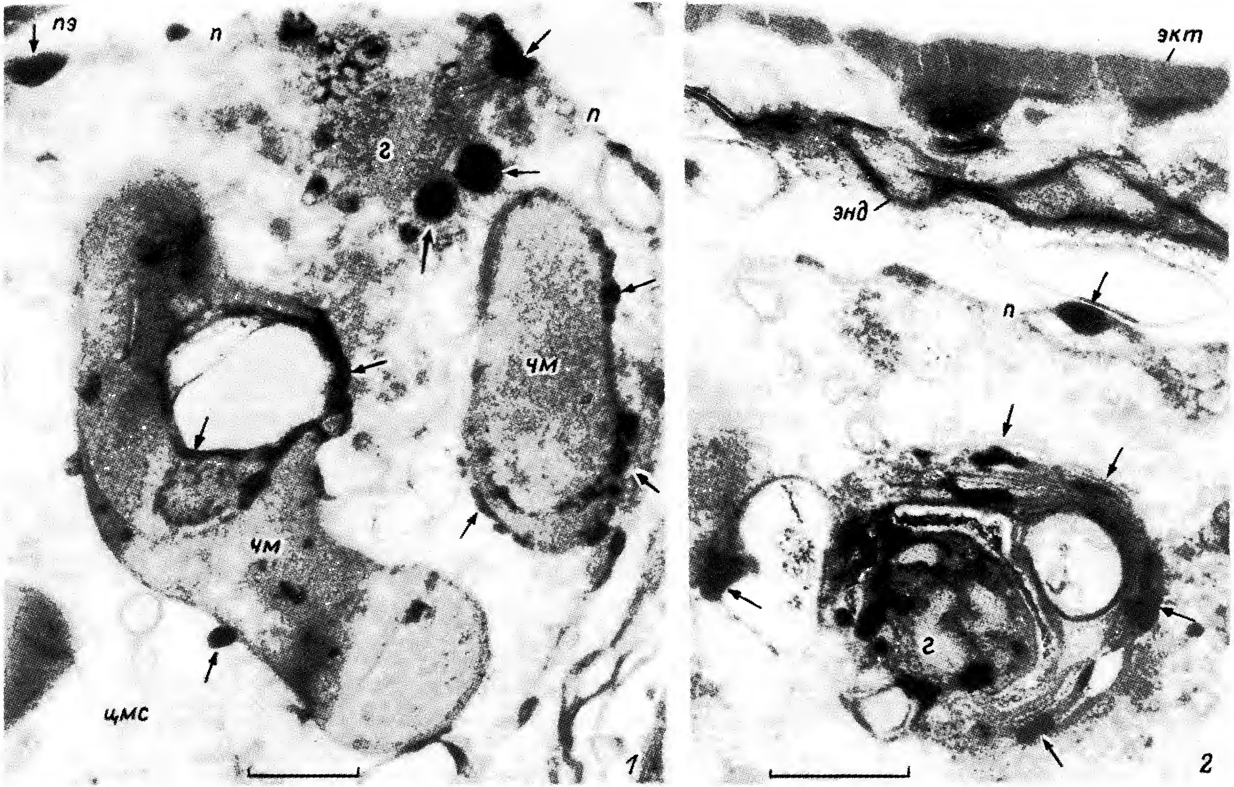


Таблица III.

1 — поздние тетрадные микроспоры, инкубация в среде Гомори 9 ч (срезы не контрастированы). Характерный продукт реакции виден на поверхности инвагинировавших и неинвагинировавших частей чашевидных митохондрий, в везикулах аппарата Гольджи и на плазмалемме (стрелки); *2* — молодые свободные микроспоры, инкубация в среде Гомори 9 ч (срезы не контрастированы). Продукт реакции виден в цистернах и везикулах аппарата Гольджи, а также на плазмалемме (стрелки). *г* — аппарат Гольджи, *пэ* — примэкзина. Остальные обозначения те же, что и на табл. I и II. Масштабная линейка: *1*, *2* — 0.5 мкм.

К с. 3

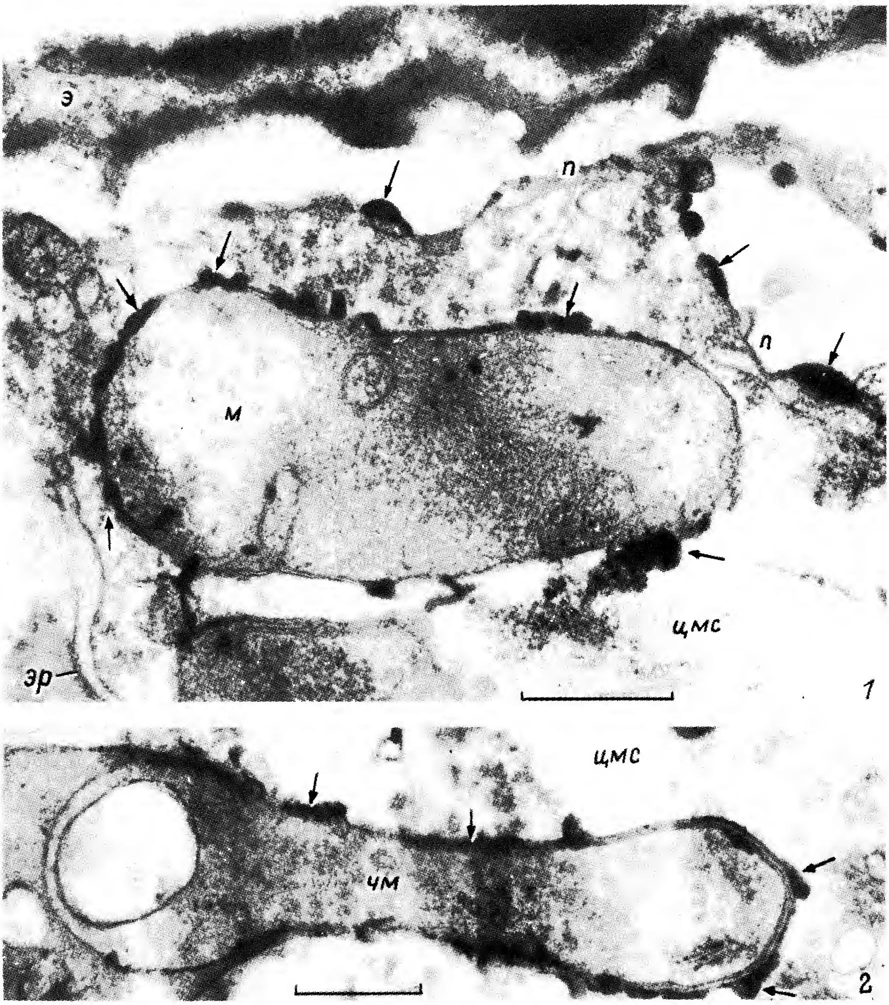
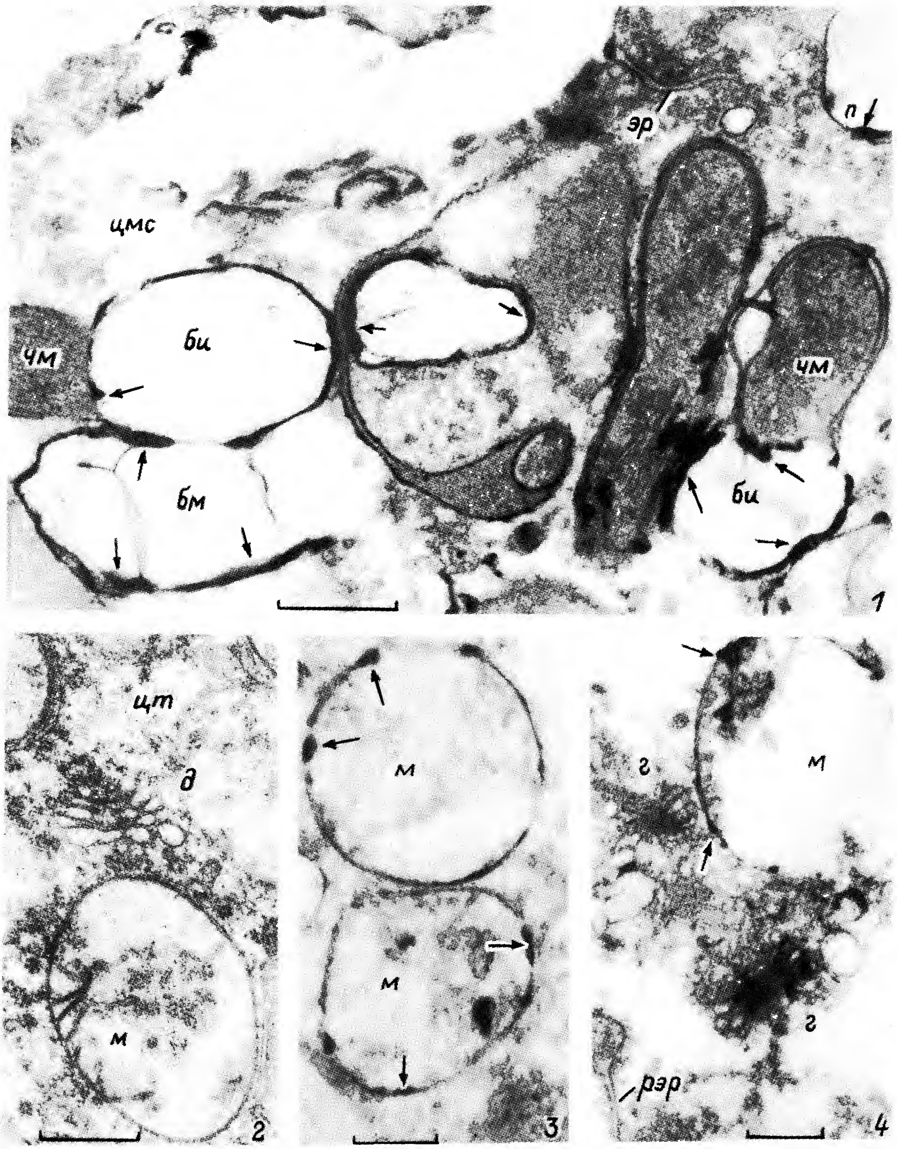


Таблица IV. Поздние тетрадные микроспоры, инкубация в среде Гомори 9 ч.

1 — срезы контрастированы цитратом свинца 7 мин. Специфичный продукт реакции виден на поверхности митохондрий и на плазмалемме (стрелки). Слабоконтрастированная цистерна ЭР продуктов реакции не содержит; *2* — срезы не контрастированы. Специфичный продукт реакции виден на поверхности гантелевидной митохондрии с чашевидной инвагинацией на одном конце (стрелки). *м* — митохондрия, *э* — экзина, *эр* — эндоплазматический ретикулум. Остальные обозначения те же, что и на табл. I, II. Масштабная линейка: *1*, *2* — 0.5 мкм.

К с. 3



1 — молодые свободные микроспоры, инкубация в среде Гомори 9 ч (срезы не контрастированы). Продукт реакции (стрелки) в митохондриях на разных стадиях инвагинирования (в том числе чашевидных с глубокими бокаловидными инвагинациями и полностью инвагинировавших бокаловидных митохондриях) и на плазмалемме; *2—4* — цитоплазма тапетальных клеток с органеллами на стадии молодых тетрадных микроспор: *2* — контроль (фиксация по Карновскому). Обычная округлая митохондрия малодифференцирована, вблизи нее активная диктиосома; *3*, *4* — незначительные отложения продуктов реакции Гомори (стрелки) на митохондриальных мембранах и в цистернах и пузырьках аппарата Гольджи. Расширенные цистерны эндоплазматического ретикулума не помечены продуктами реакции. *би* — бокаловидная инвагинация, *д* — диктиосома, *рэр* — расширение цистерны ЭР, *цт* — цитоплазма тапетума. Остальные обозначения те же, что и на табл. I—IV. Масштабная линейка: *1—4* — 0.5 мкм.

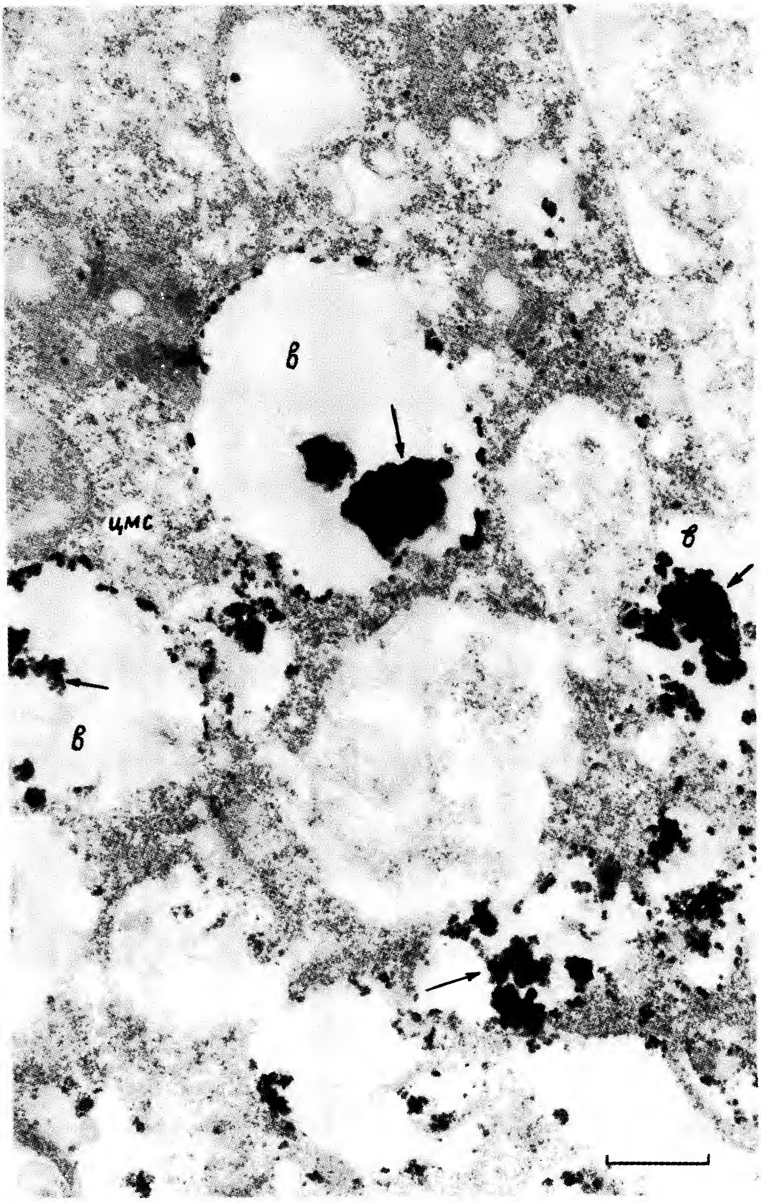


Таблица VI. Начало стадии вакуолизации свободных микроспор, инкубация в среде Гомори 6 ч (срезы контрастированы цитратом свинца в течение 3 мин).

Цитоплазма содержит вакуоли с обильными продуктами реакции Гомори в виде крупных глыбок (стрелки) и мелких отложений, лежащих на ограничивающей мембране вакуолей. *в* — вакуоль. Масштабная линейка — 0.5 мкм.

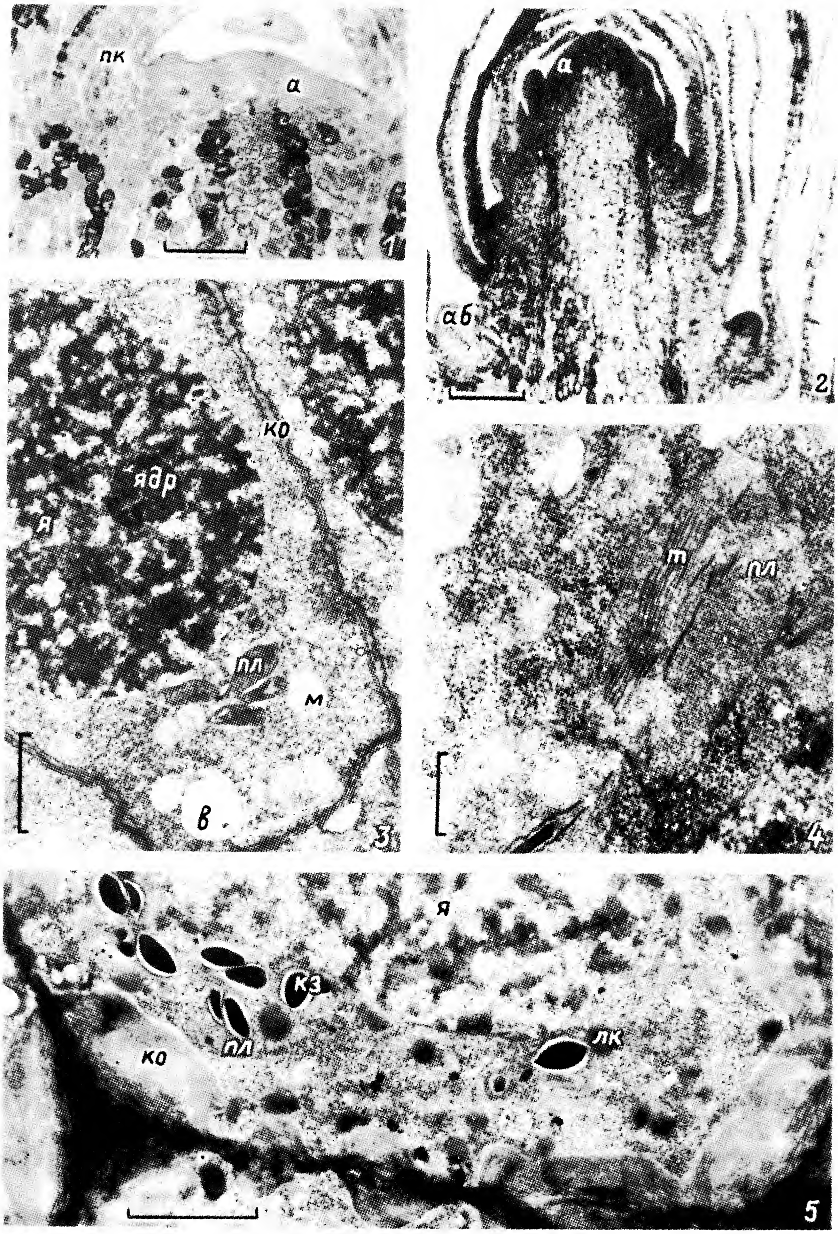


Таблица I. Апикальная меристема вегетативного побега *Pinus sylvestris*.

1 — период покоя, февраль; *2* — стадия формирования почки, июль; *3* — фрагмент клетки, июнь; *4* — пластиды на стадии вынужденного покоя, февраль; *5* — фрагмент клетки с утолщенной оболочкой, октябрь. *а* — апекс ауксибласта, *аб* — апекс брахибласта, *в* — вакуоль, *кз* — крахмальное зерно, *ко* — клеточная оболочка, *лк* — липидная капля, *м* — митохондрия, *пк* — примордий катафилла, *пл* — пластида, *т* — тилакоид, *я* — ядро, *ядр* — ядрышко. Масштабная линейка: *1* — 100 мкм; *2* — 200 мкм; *3*, *5* — 2.5 мкм; *4* — 0.5 мкм.

К с. 16

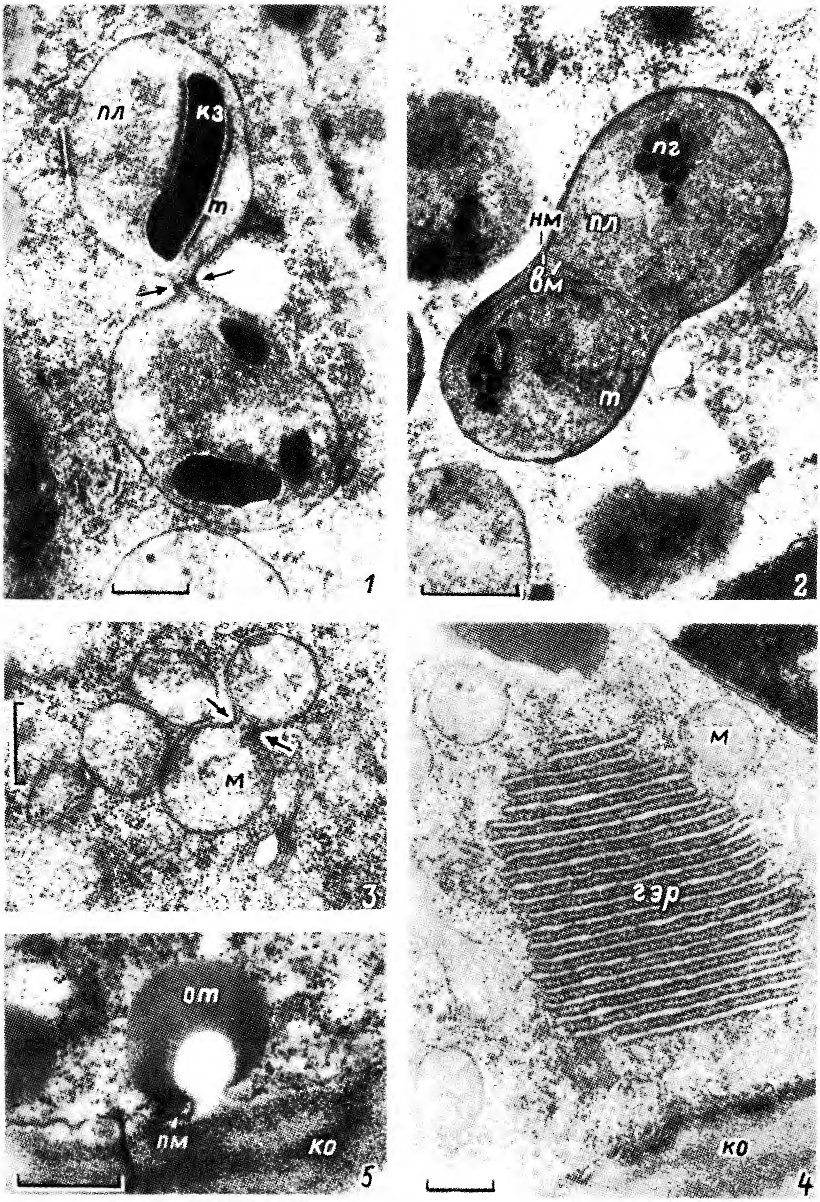


Таблица II. Компоненты клеток апикальной меристемы побега *Pinus sylvestris* на разных стадиях периода покоя.

1 — делящаяся пластида (ноябрь), стрелками показана область перетяжки; *2* — сливающиеся пластиды (январь), стрелками показаны внутренняя и наружная мембраны оболочки пластиды; *3* — делящаяся митохондрия (январь), стрелками показана область перетяжки; *4* — гранулярный эндоплазматический ретикулум в виде стопки параллельно расположенных цистерн (декабрь); *5* — осмиофильное тело, похожее на липидную каплю, с электронно-прозрачной центральной частью, связанной с периплазматическим пространством. *вм* — внутренняя мембрана оболочки пластиды, *гэр* — гранулярный эндоплазматический ретикулум, *нм* — наружная мембрана оболочки пластиды, *от* — осмиофильное тело, *пг* — пластоглобулы, *пм* — плазмалемма. Остальные обозначения те же, что и в табл. I. Масштабная линейка: *1—5* — 0.5 мкм.

Индекс
70056

ISSN 0006—8136 Ботанический журнал. 1997. Т. 82. № 6. 1—160.